ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ

В ШЕСТИ ТОМАХ

Главный редактор
академик АН СССР
А. Л. ТАХТАДЖЯН

1
ВВЕДЕНИЕ
БАКТЕРИИ И АКТИНОМИЦЕТЫ

2
ГРИБЫ

3
ВОДОРОСЛИ
ЛИШАЙНИКИ

4
МХИ
ПЛАУНЫ
ХВОЩИ
ПАПОРОТНИКИ
ГОЛОСЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

5
ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ

6
ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ

ББК 28.5
Ж 71

Ж $\frac{4306021000-648}{103(03)-82}$ подписное

ТОМ ШЕСТОЙ

ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ

ПОД РЕДАКЦИЕЙ
академика АН СССР
А. Л. Тахтаджяна

МОСКВА • «ПРОСВЕЩЕНИЕ» • 1982

АВТОРЫ НАСТОЯЩЕГО ТОМА:

Академик АН СССР

А. Л. ТАХТАДЖЯН

Доктора биологических наук:

З. Т. АРТЮШЕНКО, И. А. ГРУДЗИНСКАЯ,
И. В. ГРУШВИЦКИЙ, Н. Н. ЦВЕЛЕВ

Кандидаты биологических наук:

Л. И. АБРАМОВА, М. В. БАРАНОВА, В. Н. ГЛАДКОВА, Т. В. ЕГОРОВА, Н. Н. ИМХАНИЦКАЯ, Л. И. ИВАНИНА, Г. Л. КУДРЯШЕВА, Т. Г. ЛЕОНОВА, Е. В. МОРДАК, О. А. СВЯЗЕВА, Н. Т. СКВОРЦОВА, В. И. ТРИФОНОВА

Т. В. ВЕЛЬГОРСКАЯ, Е. А. ЗЕМСКОВА, С. С. МОРЩИХИНА, Т. Д. СУРОВА, Е. А. ТОЛМАЧЕВА, Р. А. УДАЛОВА

ЦВЕТКОВЫЕ, ИЛИ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

(MAGNOLIOPHYTA, ИЛИ ANGIOSPERMAE)



КЛАСС ЛИЛИОПСИДЫ, ИЛИ ОДНОДОЛЬНЫЕ (LILIOPSIDA, или MONOCOTYLEDONES)

ПОДКЛАСС АЛИСМАТИДЫ (ALISMATIDAE)

Алисматиды — самый маленький подкласс однодольных. Хотя в него входит 14 семейств, число видов едва ли превышает 475. Все представители этого подкласса — водные или болотные травы. Многие из них произрастают на болотах или по берегам озер, медленно текущих рек, и их фотосинтезирующие органы нормально развиваются над водой. У этих растений, например у сусака (Butomus umbellatus, рис. 1), или у видов частухи (Alisma), в воде находятся только корни и нижняя часть стебля, а листья и цветки возвышаются над водой. Некоторые алисматиды приспособились к жизни на поверхности воды, как плавающие растения. Примером могут служить водокрас обыкновенный (Hydrocharis morsus-ranae) или рдест плавающий (Potamogeton natans). Многие другие алисматиды приспособились к подводному образу жизни, причем не только в пресных бассейнах, но и в морях. Примером могут служить валлиснерия (Vallisneria), телорез (Stratiotes), дзанникеллия (Zannichellia), взморник (Zostera) и наяда (Najas). Некоторые из этих подводных растений (дзанникеллия, взморник и наяда) настолько приспособились к жизни в воде, что даже цветение, опыление и оплодотворение происходит у них в воде.

Алисматиды имеют много общего с порядком нимфейных (Nymphaeales) из двудольных и характеризуются рядом примитивных признаков, особенно в строении гинецея. У подавляющего большинства алисматид гинецей типично апокарпный, причем наиболее примитивные их представители, например сусак обыкновенный, имеют примитивные кондупликатные (т. е. как бы сложенные вдоль средней жилки) плодолистики с примитивным низбегающим рыльцем. Кроме того, у наиболее примитивных алисматид, в том числе у сусака, семязачатки расположены почти по всей внутренней поверхности плодолистика (ламинально-диффузная плацентация). Такая же плацентация характерна для семейства нимфейных. Пыльцевые зерна у некоторых алисматид, например у сусака, с одной дистальной бороздой. Сосуды у алисматид отсутствуют или имеются только в корнях, а корневища, стебли и листья содержат лишь трахеиды. Так как есть все основания считать, что сосуды у однодольных произошли независимо от двудольных, причем возникли сначала в корнях и лишь после этого в других органах, то наличие сосудов только в корнях (а тем более их отсутствие) следует считать примитивной чертой. В то же время по ряду других признаков алисматиды в эволюционном отношении довольно подвинуты. Это особенно ясно выражено в строении семян, которые совершенно лишены эндосперма, и в возрастающем (в некоторых случаях далеко зашедшем) приспособлении к водному образу жизни. Другими словами, алисматиды очень гетеробатмичны, т. е. представляют как бы мозаику признаков разной степени эволюционного развития — от очень примитивных до высокоспециализированных. В прошлом некоторые ботаники считали, что эта группа дала начало всем остальным однодольным. В настоящее



Рис. 1. Сусак зонтичный (Butomus umbellatus):

1 — общий вид; *2* — лист на поперечном разрезе; *3* — соцветие; *4* — цветок в мужской фазе; *5* — цветок в женской фазе; *6* — плодолистик; *7* — он же на продольном разрезе (видны семязачатки); *8* — тычинки во время мужской фазы; *9* — тычинки во время женской фазы; *10* — плод; *11* — семя.

время эту точку зрения никто не отстаивает и алисматиды рассматриваются как древняя боковая ветвь родословного древа однодольных. Однако из всех трех подклассов однодольных алисматиды все же, вероятно, наиболее близки к гипотетическим вымершим первичным однодольным, а также к современному порядку нимфейных. В подклассе алисматиды два порядка, объединяемых в один надпорядок.

Надпорядок частуховые (Alismatanae)

Порядок 1. Частуховые (Alismatales). Многолетние или однолетние водные или болотные травы с цельными или иногда стреловидными листьями. Сосуды имеются только в корнях или полностью отсутствуют. Цветки одиночные или собраны в соцветия, обоеполые или однополые, обычно актиноморфные, циклические или спироциклические, 3-членные, с двойным или, редко, простым околоцветником, реже без околоцветника. Тычинок много или 6—9, реже 3. Пыльцевые зерна 3-клеточные или 2-клеточные (некоторые водокрасовые), однобороздные (сусак и некоторые водокрасовые), 2—20-поровые или безапертурные. Гинецей апокарпный, паракарпный или, редко, синкарпный, из 3, 6, 9 или редко большего числа (до 15—20) плодолистиков. Завязь верхняя или нижняя. Семязачатки обычно многочисленные, анатропные, кампилотропные или редко ортотропные (некоторые водокрасовые), битегмальные, крассинуцеллятные (водокрасовые) или почти тенуинуцеллятные. Эндосперм гелобиальный. Плоды — многолистовки, многоорешки или ягодообразные (водокрасовые). Семена с прямым (сусаковые и водокрасовые) или подковообразным зародышем, без эндосперма.

Семейства: сусаковые, лимнохарисовые, частуховые, водокрасовые.

Порядок 2. Наядовые (Najadales). Болотные или чаще погруженные в воду многолетние или однолетние травы с цельными листьями. Сосуды только в корнях или полностью отсутствуют. Цветки обычно собраны в разного рода соцветия, иногда одиночные, обоеполые или однополые, актиноморфные, большей частью безлепестные, иногда полностью лишены околоцветника. Тычинок обычно 6 или чаще 4, редко больше или только 2 и 1. Пыльцевые зерна 3-клеточные или реже 2-клеточные (ситниковидные и взморниковые), однобороздные (апоногетоновые и наядовые) или чаще безапертурные, у погруженных в воду растений часто нитевидные, с более или менее редуцированной экзиной или вовсе без экзины. Гинецей апокарпный или синкарпный, редко паракарпный, иногда псевдомономерный (лилея). В каждом плодолистике или гнезде завязи по 1 семязачатку, реже в плодолистике 2—8 семязачатков. Семязачатки анатропные, ортотропные (рдестовые и взморниковые) или редко кампилотропные (руппиевые), с двойным интегументом, крассинуцеллятные или иногда почти тенуинуцеллятные (взморниковые). Эндосперм гелобиальный или реже нуклеарный (взморниковые и наядовые). Плоды разных типов, у наиболее примитивных форм — многолистовки. Семена без эндосперма.

Семейства: апоногетоновые, шейхцериевые, ситниковидные, рдестовые, руппиевые, дзанникеллиевые, цимодоцеевые, взморниковые, посидониевые, наядовые.

ПОРЯДОК ЧАСТУХОВЫЕ (ALISMATALES)

СЕМЕЙСТВО СУСАКОВЫЕ (BUTOMACEAE)

Почти на всей территории СССР по берегам водоемов обычно среди другого болотного высокотравья встречается *сусак зонтичный* (Butomus umbellatus) — единственный представитель семейства сусаковых. Его собранные в крупные зонтиковидные соцветия светло-розовые цветки сразу бросаются в глаза и, наверное, знакомы многим читателям (рис. 1). Сусак широко распространен в Европе и внетропических областях Азии, исключая Арктику, север таежной зоны и высокогорья свыше 1000 м над уровнем моря. Кроме того, он занесен в Северную Америку и вполне натурализовался на юго-востоке Канады и северо-востоке США. В наиболее континентальных районах Азии сусак зонтичный представлен более мелкой и узколистной формой, иногда выделяемой в качестве особого вида — *сусака ситникового* (B. junceus).

Сусак — довольно крупное (высотой 40—150 см) многолетнее растение с длинным и толстым (обычно 1,5—2 см) горизонтальным моноподиальным корневищем, на нижней стороне которого образуются многочисленные корни, а на верхней стороне двумя рядами расположены трехгранные линейные листья. Из пазух листьев выходят вегетативные почки, дающие начало новым корневищам, и безлистные ножки соцветий. Последние обычно образуются в пазухе каждого девятого листа корневища (включая отмершие листья) на расстоянии 4—7 см друг от друга в числе 1—3 за один летний сезон. Боковые почки корневища, одетые предлистом и

чешуевидными низовыми листьями — катафиллами, позднее легко теряют связь с материнским корневищем, давая начало новым особям сусака. У основания листьев имеются хорошо развитые открытые влагалища, а в их пазухах — многочисленные бесцветные внутривлагалищные чешуйки, характерные для многих других водных и болотных однодольных. На них находятся железки, выделяющие вязкую слизь, которая, вероятно, имеет защитное значение. Сосуды у сусака имеются только в корнях.

Расположенные на длинном цилиндрическом цветоносе соцветия сусака имеют вид простых зонтиков с оберткой из прицветников. Однако в действительности этот зонтик является ложным и состоит из одного верхушечного цветка и трех самостоятельных соцветий — извилин, выходящих из пазух прицветников и нередко также разветвленных. Впечатление зонтика создается благодаря сильно укороченным осям извилин и длинным цветоножкам. До цветения соцветия окутаны прицветниками, которые позднее отгибаются вниз.

Околоцветник актиноморфных и обоеполых цветков сусака состоит из 6 расположенных двумя чередующимися кругами светло-розовых или розовато-белых сегментов, из которых наружные — чашелистики — лишь немного мельче внутренних. В отличие от близких семейств лимнохарисовых и частуховых у сусака все сегменты околоцветника сохраняются при плодах. Из 9 тычинок, имеющих лентовидно расширенные нити, 6 наружных расположены по 2 перед наружными сегментами околоцветника, а 3 внутренних — по одной перед внутренними. Пыльцевые зерна сусака однобороздные. Гинецей состоит из 6 лишь близ основания сросшихся друг с другом примитивных кондупликатных и еще не вполне замкнутых плодолистиков, расположенных в 2 не очень четко разграниченных между собой круга. Каждый плодолистик имеет многочисленные анатропные семязачатки и переходит на верхушке в столбик с низбегающим верхушечным рыльцем. Плацентация примитивного ламинально-диффузного типа. Так называемые септальные нектарники находятся в щелях между нижними частями плодолистиков. Выделяемый ими довольно обильный нектар скапливается в виде капелек кнаружи от щелей между плодолистиками. Сахар содержится и в соке, выделяемом рыльцами, которые также отчасти функционируют как дополнительные нектарники.

Цветки сусака энтомофильны и опыляются мелкими перепончатокрылыми, мухами, жуками и другими насекомыми. Самоопылению препятствует протандрия (рис. 1, *4* и *5*). Первыми вскрываются 6 наружных тычинок, затем через некоторое время 3 внутренних, причем сначала они направлены вверх, а затем расходятся в стороны. После освобождения всех пыльников начинается женская фаза цветения, к наступлению которой плодолистики увеличиваются почти вдвое с момента начала цветения. В начале женской фазы все же возможно самоопыление, если в пыльниках сохранилось хотя бы немного пыльцы, перенос которой на рыльца может осуществляться с помощью насекомых или ветра.

В плоде сусака (многолистовке) каждая его часть (листовка) вскрывается по шву плодолистика. Мелкие и легкие короткоцилиндрические семена выпадают из листовок при раскачивании плодоносящих соцветий ветром или крупными животными. Попадая в воду, они довольно быстро тонут, но все же могут распространяться на небольшие расстояния с помощью водных потоков или водоплавающих птиц, а также на ногах животных вместе с комочками почвы. Кроме того, сусак легко размножается вегетативно боковыми почками корневища, которые могут переноситься водой после отделения их от материнского растения на большие расстояния.

Толстые, богатые крахмалом корневища сусака съедобны в печеном виде, а из его листьев можно делать маты, циновки и другие плетеные изделия. Кроме того, семена и корневища используют в Западной Европе в качестве народного лекарственного средства.

СЕМЕЙСТВО ЛИМНОХАРИСОВЫЕ (LIMNOCHARITACEAE)

Относительно небольшое (4 рода и 14 видов) семейство лимнохарисовых прежде объединялось с семейством сусаковых, от которого оно отличается рядом существенных признаков, в том числе разделенными на пластинку и черешок листьями и двойным околоцветником с опадающими при плодах лепестками. Кроме того, в отличие от сусака, распространенного во внетропических странах, все лимнохарисовые исключительно тропические водные и болотные травы. Род *тенагохарис* (Tenagocharis) с одним видом *тенагохарисом широколистным* (T. latifolia) распространен в тропиках Африки, Азии и Австралии, а остальные роды — *лимнохарис* (Limnocharis), *гидроклейс* (Hydrocleis) и *остения* (Ostenia) — приурочены к тропикам Америки. *Лимнохарис желтый* (L. flava, рис. 2, *1*, табл. 1, *2*) интродуцирован и натурализовался в Индии и Юго-Восточной Азии, а *гидроклейс кувшинковидный* (H. nymphoides, рис. 2, *7*, табл. 1, *3*) нередко культивируют в парках и ботанических садах тропических, а отчасти и субтропических стран Старого Света.

Лимнохарис желтый — многолетнее болотное растение с очень коротким утолщенным корне-

вищем, состоящим из сильно укороченных междоузлий и несущим розетку довольно крупных листьев, имеющих короткое открытое влагалище, черешок и широкоэллиптическую или яйцевидную пластинку с дуговидно-кривобежным жилкованием. Из пазух листьев выходят или безлистные прямостоячие ножки зонтикообразных соцветий, или поникающие и затем ложащиеся на землю ножки вегетативных почек, дающие начало новым особям. Как и у сусаковых, сосуды имеются только в корнях. Но, в отличие от сусаковых, во всех вегетативных частях растения имеются млечные канальцы, а на нижней стороне листовых пластинок под их верхушкой — крупные водяные устьица — гидатоды, выделяющие избыток воды. С лимнохарисом внешне довольно сходен тенагохарис широколистный, который, однако, является однолетником и вегетативно не размножается.

Остальные два рода лимнохарисовых — гидроклейс и остения — многолетние земноводные растения с длинными, обычно разветвленными стеблями, плавающими в воде или реже стелющимися по илистой почве и укореняющимися в узлах. У обычной водной формы гидроклейса кувшинковидного (рис. 2, 7) листья с длинными черешками и плавающей на поверхности воды широкояйцевидной с сердцевидным основанием пластинкой. Однако погруженные в воду и собранные в розетку листья молодых особей этого вида имеют линейную форму и не разделены на черешок и пластинку. Плавающие ветви гидроклейса обычно заканчиваются пучками укороченных побегов с несколькими листьями и выходящим из пазухи одного из листьев крупным одиночным цветком. У эндемичного для Уругвая рода остении плавающие листья имеют эллиптические пластинки. У гидроклейса и остении стебли и их ветви могут обрываться и продолжать свое развитие в свободно плавающем состоянии.

Зонтикообразные соцветия лимнохариса и тенагохариса, подобно соцветиям сусака, являются не зонтиком, а сложным соцветием, состоящим из верхушечного цветка и одного или нескольких соцветий — извилин с сильно укороченной осью. Одиночные цветки гидроклейса и остении всегда возвышаются над поверхностью воды. Все лимнохарисовые имеют обоеполые актиноморфные цветки, околоцветник которых отчетливо разделен на 3 обычно зеленых и остающихся при плодах чашелистика и 3 чередующихся с ними опадающих лепестка желтой, реже белой (у тенагохариса) окраски. Ярко-желтые венчики гидроклейса кувшинковидного достигают в диаматре 4—5 см. Число тычинок в цветке относительно постоянно только у тенагохариса, обычно имеющего 9 тычинок с расширенными ланцетными нитями. У представителей

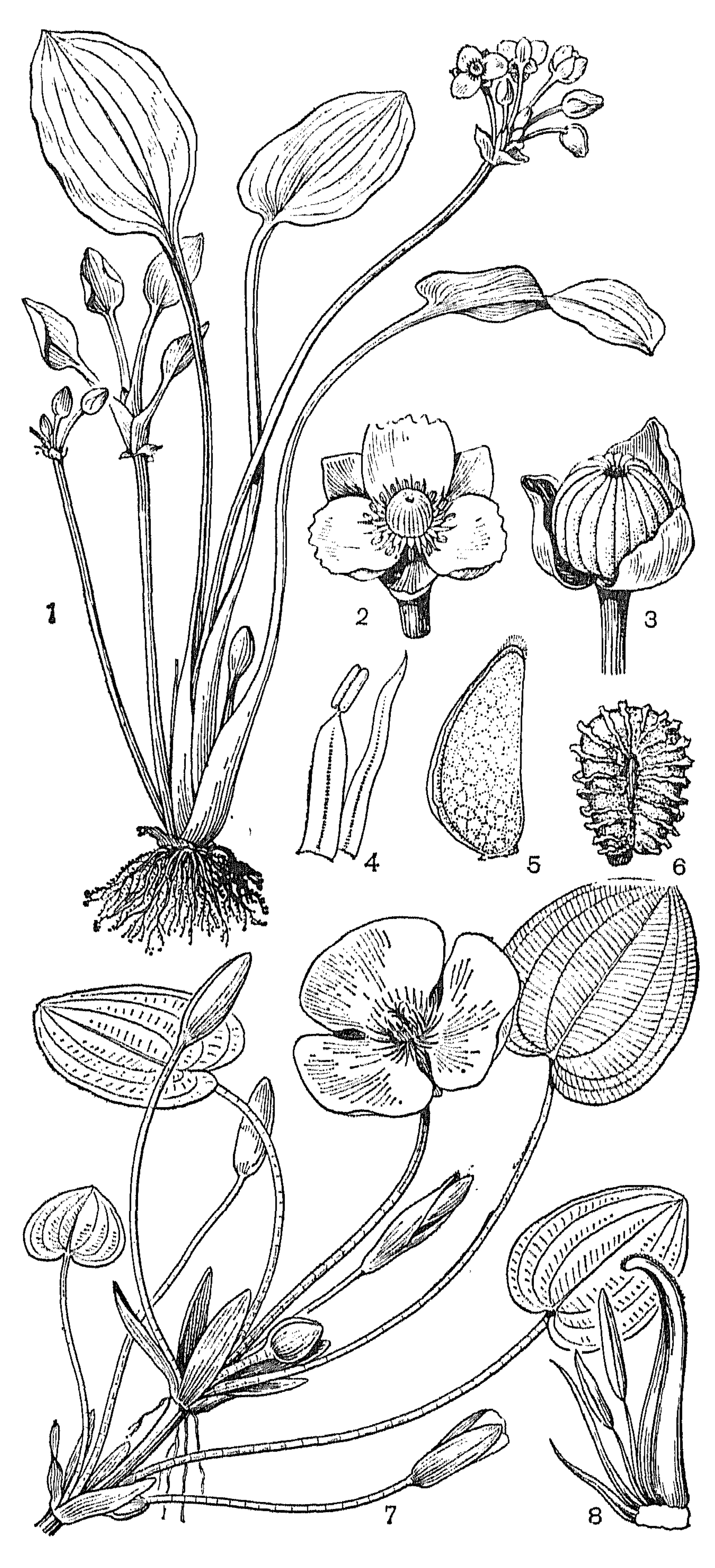


Рис. 2. Лимнохарисовые.

Лимнохарис желтый (Limnocharis flava): *1* — общий вид; *2* — цветок; *3* — плод с чашечкой; *4* — тычинка и стаминодий; *5* — плодик; *6* — семя. Гидроклейс кувшинковидный (Hydrocleis nymphoides): *7* — общий вид; *8* — плодолистик с 2 тычинками и 2 стаминодиями.

других родов тычинки многочисленные, расположенные в несколько многочленных кругов, причем наружный круг составляют стаминодии — стерильные тычинки без пыльников. В онтогенезе развитие тычинок начинается от центра цветка: сначала развивается самый внутренний круг тычинок, затем расположенный кнаружи от него и наконец круг стаминодиев. Пыльники у всех родов двугнездные с шаровидными безапертурными или 3—4-поровыми пыльцевыми зернами.

Гинецей цветка лимнохарисовых состоит из свободных или немного сросшихся у основания плодолистиков, число и строение которых различно у разных родов, но они всегда имеют многочисленные семязачатки. Плодолистики еще более или менее открытые, кондупликатные, а плацентация ламинально-диффузная. У лимнохариса гинецей наиболее примитивен: многочисленные (15—20) свободные, но приросшие основанием к цветоложу плодолистики имеют сидячие рыльца в виде окруженных сосочками продольных щелевидных отверстий в верхней наружной части плодолистиков. У тенагохариса гинецей представлен обычно 9 плодолистиками, оттянутыми на верхушке в короткий столбик, заканчивающийся покрытым сосочками дисковидным рыльцем. У гидроклейса и остении 3 или 6 (редко 4 или 8) ланцетнолинейных, едва сросшихся у основания плодолистиков, постепенно переходящих в дуговидно согнутый столбик, на верхушке и внутренней стороне которого находится рыльце. Плод у всех лимнохарисовых — многолистовка, части которой — листовки — вскрываются щелью по обращенному внутрь шву плодолистика. Семена имеют гладкую, реже (у лимнохариса) поперечно-морщинистую оболочку и подковообразный (как у частуховых) зародыш.

Цветки лимнохарисовых опыляются различными насекомыми, посещающими их главным образом ради пыльцы, так как они содержат очень мало нектара. У гидроклейса имеются слабо развитые септальные нектарники в щелях между основаниями плодолистиков, а у лимнохариса отмечается небольшое количество нектара на стаминодиях и на поверхности рылец.

Цветки лимнохариса и тенагохариса, по-видимому, способны самоопыляться, если не произошло перекрестного опыления. Так, у тенагохариса уже вскоре после начала цветения завядшие лепестки смыкаются друг с другом, прижимая еще содержащие пыльцу пыльники к рыльцам. В цветках лимнохариса уже через несколько часов после начала цветения чашелистики смыкаются друг с другом, а лепестки и тычинки превращаются в почти однородную слизистую массу. Для гидроклейса, который имеет особенно крупные яркоокрашенные цветки, цветущие не более одного дня, самоопыление менее вероятно.

Семена лимнохарисовых обладают плавучестью и разносятся главным образом водными потоками. Однако они могут распространяться и экзозоохорно: на шерсти животных и перьях водоплавающих птиц, а также на их ногах с комочками почвы. Поперечные морщины с бугорковидными выростами на семенах лимнохариса (рис. 2, *6*), вероятно, способствуют такому распространению.

Гидроклейс кувшинковидный благодаря крупным ярко-желтым цветкам очень декоративен и довольно часто культивируется в водоемах парков и ботанических садов в тропиках и субтропиках, а севернее — в оранжереях и крупных аквариумах. В СССР этот вид можно встретить в парках Черноморского побережья и в оранжереях ботанических садов, где он известен под названием «водяного мака». Цветки его действительно немного напоминают желтоцветковые полярные маки. Лимнохарис желтый, имеющий сочные и крупные листья, использует в пищу в в качестве ценного овощного или салатного растения население как Южной Америки, так и Южной Азии, где этот вид встречается в качестве интродуцированного, но местами вполне натурализовавшегося растения.

СЕМЕЙСТВО ЧАСТУХОВЫЕ (ALISMATACEAE)

К семейству частуховых, включающему 13—14 родов и около 100 видов, принадлежат такие широко распространенные в СССР растения берегов водоемов и болот, как *стрелолист обыкновенный* (Sagittaria sagittifolia, рис. 3, *1*) со стреловидными листьями и кистями довольно крупных почти белых цветков и *частуха обыкновенная* (Alisma plantago-aquatica рис. 4, *1*), распространенная повсеместно и часто растущая на влажных местах вдоль дорог и троп подобно широко известному подорожнику большому (Plantago major), за что еще К. Линнеем была названа «водяным подорожником». Частуховые — почти космополитное семейство, виды которого отсутствуют только в значительной части Арктики, на многих островах Тихого океана, в некоторых пустынях и высокогорьях. В северном полушарии они представлены богаче, чем в южном, а виды наиболее крупных родов семейства — *стрелолист* (Sagittaria) и *эхинодорус* (Echinodorus) — особенно многочисленны в Америке.

Почти все частуховые — многолетние розеткообразующие травы с коротким и толстым, часто клубнеобразным корневищем, на верхушке которого ежегодно образуются розетка листьев и безлистная ножка, несущая соцветие. Нередко

в этот же год образуются еще 1—2 соцветия в определенной последовательности. Корневище в виде толстого, почти шаровидного клубня имеет африканская *бурнатия* (Burnatia). К немногим частуховым-однолетникам принадлежат африканская *раналисма низкая* (Ranalisma humile) и североамериканский *стрелолист лопатчатый* (Sagittaria spathulata). Оба эти растения, достигающие всего 2—7 см в высоту, встречаются на временно затопляемых берегах рек и озер, а также на месте пересохших водоемов. Раналисма низкая — единственное частуховое с всегда одиночными цветками на коротких цветоножках (рис. 5, *5*), а у стрелолиста лопатчатого очень короткие ножки соцветий несут всего одну мутовку из 1—3 цветков.

Все частуховые — влаголюбивые растения, и многие из них могут расти как на суше (обычно по берегам водоемов, на болотах и болотистых лугах), так и в воде, хотя соцветия почти всегда подняты над ее поверхностью. Стрелолист обыкновенный может заходить в водоемы до глубины 5 м, но на больших глубинах не образует цветков и имеет только линейные подводные листья. Примером немногих полностью погруженных в воду частуховых может служить *частуха Валенберга* (Alisma wahlenbergii, рис. 4, *4*) — небольшое растение с узколинейными листьями и короткими, дуговидно изогнутыми книзу ножками соцветий, обитающее на песчаном дне лагун и бухт в северной части Балтийского моря. Его соцветия, несущие только клейстогамные цветки, нередко оказываются полностью погруженными в песок, так что этот вид легко принять за молодые вегетативные побеги других водных растений. Близкий вид — *частуха злаколистная* (A. gramineum) имеет уже две очень отличающиеся друг от друга формы: подводную — с линейными листьями и обычно тоже клейстогамными цветками и наземную — обычно карликовую с хазмогамными цветками и листьями, имеющими ланцетные пластинки. Наземную форму даже описывали в качестве самостоятельного вида — *частухи дуговидной* (A. arcuatum).

Разнолистность вообще свойственна очень многим земноводным частуховым. Хорошим примером в этом отношении может служить стрелолист обыкновенный, различное строение листьев которого было отмечено и изображено еще в 1703 г. известным ботаником того времени Лёзелем. Развиваясь на дне водоемов, стрелолист обыкновенный сначала образует розетку сидячих широколинейных подводных листьев, затем длинночерешковые, плавающие на поверхности воды листья с эллиптическими или немного стреловидными пластинками и наконец возвышающиеся над водой длинночерешковые листья со стреловидными пластинками

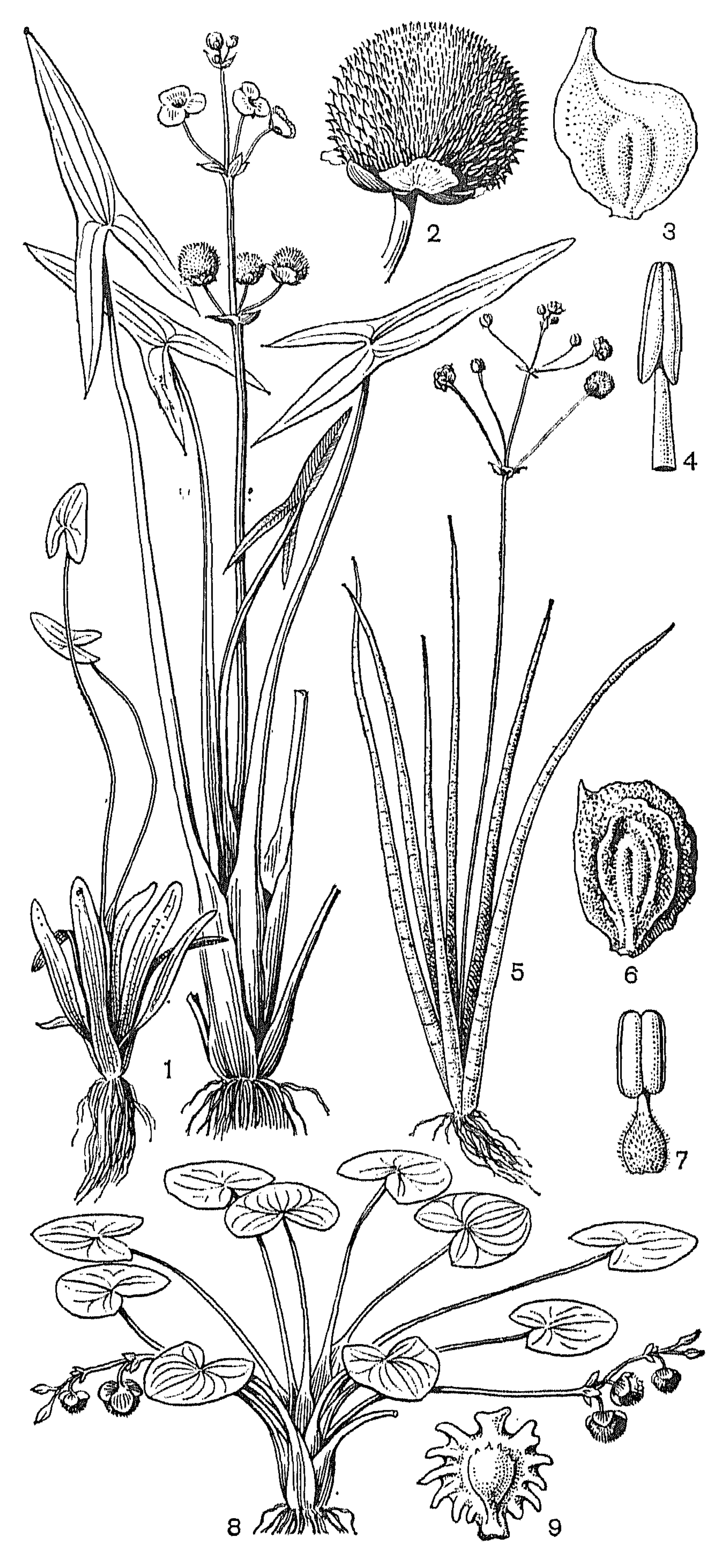


Рис. 3. Виды стрелолиста (Sagittaria).

Стрелолист обыкновенный (S. sagittifolia): *1* — общий вид; *2* — плод; *3* — плодик; *4* — тычинка. Стрелолист вальковатый (S. teres): *5* — общий вид; *6* — плодик; *7* — тычинка. Стрелолист цепкоплодный (S. lappula): *8* — общий вид; *9* — плодик.

(рис. 3, *1*). Часто только плавающие листья с сердцевидными пластинками имеет тропический афроазиатский *стрелолист цепкоплодный* (Sagittaria lappula, рис. 3, *8*), а у североамериканского *стрелолиста вальковатого* (S. teres, рис. 3, *5*) все листья подводные, в виде почти цилиндрических, поперечно-перегородчатых черешков без пластинок. Широколинейные подводные листья прикорневой розетки и длинночерешковые плавающие листья с эллиптическими пластинками имеет европейский эндемик — *лурониум плавающий* (Luronium natans), однако у него плавающие листья отходят главным образом от узлов сильно удлиненного и плавающего в воде соцветия (рис. 5, *10*).

Линейные подводные листья частуховых, представляющие в действительности лишь сильно расширенные листовые черешки без пластинок, имеют параллельное жилкование. Плавающие и возвышающиеся над водой листья, а также листья наземных частуховых ясно дифференцированы на черешок и пластинку различной формы, обычно с дуговидно-кривобежным жилкованием, причем основные жилки соединяются между собой поперечными анастомозами. Иногда, например у *раналисмы длинноносиковой* (Ranalisma rostratum), основных жилок может быть всего 1—2, не считая средней жилки (рис. 5, *1*). Основания черешков часто расширены в короткие свободные влагалища, в пазухе которых обычно имеются мелкие внутривлагалищные чешуйки с железками, выделяющими слизистый секрет.

Обоеполые, реже однополые, всегда актиноморфные цветки частуховых обычно собраны в кистевидные или метелкообразные соцветия, расположенные на безлистных стеблях. В узлах соцветий имеются лишь видоизмененные, нередко чешуевидные листья и прицветники. Листья с хорошо развитыми пластинками отсутствуют в соцветиях всех частуховых, кроме лурониума, у которого длинные плавающие в воде соцветия несут в узлах нормально развитые плавающие листья, поддерживающие соцветие у поверхности воды. Цветки лурониума возвышаются над водой, производя впечатление одиночных, а не собранных в соцветие (рис. 5, *10*). Сильно разветвленные соцветия некоторых видов частухи и *кальдезии* (Caldesia) могут достигать метра в высоту и нести весьма многочисленные цветки. Многие другие виды из разных родов семейства, например стрелолист обыкновенный (рис. 3, *1*) и *звездоплодник многосемянный* (Damasonium polyspermum, рис. 5, *6*), имеют кистевидные или зонтиковидные соцветия, у раналисмы низкой (рис. 5, *5*) редуцированные до одного цветка на короткой цветоножке. Цветки и веточки в соцветиях частуховых почти всегда располагаются мутовками, чаще всего по 3. У представителей



Рис. 4. Виды частухи (Alisma).

Частуха обыкновенная (A. plantago-aquatica): *1* — общий вид; *2* — плодик; *3* — семя. Частуха Валенберга (A. wahlenbergii): *4* — общий вид; *5* — плодик.

афроазиатского тропического рода *виснерия* (Wisneria) прицветники у основания каждой мутовки соцветия срастаются своими боковыми сторонами в чашевидную или колокольчатую обертку.

Околоцветник цветков частуховых отчетливо разделен на чашечку и венчик. Чашечка состоит из 3 зеленых чашелистиков, обычно остающихся, нередко даже разрастающихся при плодах, а венчик — из 3 белых, реже розовато-белых или розовых, обычно опадающих при плодах лепестков. В клейстогамных цветках, в том числе у упомянутой выше частухи Валенберга, а также у видов бурнатии и виснерии лепестки очень слабо развиты или вообще отсутствуют. Тычинок в цветке обычно 6, реже 9 или более, со свободными, нитевидными или расширенными в нижней части нитями и двугнездными пыльниками. Только в цветках виснерии всего 3 тычинки. У многих родов с 6 тычинками, в том числе у частухи, они располагаются парами перед лепестками, в других случаях 6, 9 или 12 тычинок расположены чередующимися кругами по 3, причем тычинки наружного круга противостоят чашелистикам. У стрелолиста, эхинодоруса и близких родов многочисленные тычинки расположены по спирали.

Гинецей состоит из свободных, редко (у звездоплодника) сросшихся у основания друг с другом плодолистиков, число которых варьирует от 3 и 6 до многочисленных в неопределенном количестве, причем в последнем случае они могут располагаться мутовчато в один круг (у частухи) или по спирали на сильно выпуклом цветоложе (у стрелолиста). Интересно, что у частухи края плодолистиков во время цветения не замкнуты, затем тесно смыкаются, но даже у зрелого плода не срастаются друг с другом. Более или менее длинный столбик, переходящий в покрытое сосочками рыльце, отходит или от верхушки плодолистика, или от его внутренней стороны ниже верхушки. Почти у всех родов семейства каждый плодолистик имеет только один базальный или почти базальный семязачаток. Лишь звездоплодник является в этом отношении исключением: 3 его вида имеют от 2 до 7 семязачатков в плодолистике, а звездоплодник многосемянный (рис. 5, *8*) даже 7—20, напоминая представителей близкого семейства лимнохарисовых.

Формирующийся из гинецея плод частуховых обычно легко распадается на более или менее многочисленные орешкообразные или мешочкообразные, редко (у кальдезии) костянкообразные части — плодики, содержащие по одному семени. Лишь у звездоплодника плодики, становящиеся звездчато распростертыми за счет разрастания цветоложа, долго остаются в соединении друг с другом и часто содержат больше



Рис. 5. Частуховые.

Раналисма длинноносиковая (Ranalisma rostratum): *1* — общий вид; *2* — цветок; *3* — плод в продольном разрезе; *4* — плодик. Раналисма низкая (R. humile): *5* — общий вид. Звездоплодник многосемянный (Damasonium polyspermum): *6* — общий вид; *7* — цветок; *8* — незрелый плод на продольном разрезе; *9* — семя. Лурониум плавающий (Luronium natans): *10* — общий вид; *11* — плодик.

одного семени. Состоящие из орешкообразных спирально расположенных плодиков плоды некоторых частуховых, например ранализмы или *бальделлии* (Baldellia), очень похожи на плоды некоторых лютиков (Ranunculus). Семена частуховых лишены эндосперма и имеют гладкую или поперечно бугорчато-морщинистую оболочку, сквозь которую часто просвечивает зародыш очень характерной для семейства подковообразной формы.

Как уже отмечалось выше, все частуховые — обитатели более или менее переувлажненных местообитаний: водоемов, болот и болотистых лугов, нередко заходящие довольно глубоко в воду. Не только луронием плавающий, но и многие виды стрелолиста вообще, как правило, растут в воде, имея только погруженные и плавающие на поверхности воды листья. Некоторые эфемерно вегетирующие виды, например виды звездоплодника, могут в изобилии разрастаться на месте быстро пересыхающих водоемов.

Все частуховые, кроме немногих видов с исключительно клейстогамными цветками, опыляются разнообразными насекомыми, а отчасти также улитками, хотя у нередко растущей большими зарослями частухи обыкновенной и других видов рода не исключена возможность опыления цветков с помощью ветра. Отчасти ветроопыляемой может быть и африканская *бурнатия девятитычинковая* (Burnatia enneandra) — единственный представитель семейства с двудомными однополыми цветками, имеющими очень мелкие лепестки и собранными в крупные метелкообразные соцветия. В мужском цветке этого растения 9 тычинок и около 12 рудиментарных плодолистиков, а в женском цветке — около 12 плодолистиков и часто 1—2 рудиментарные тычинки. У многих частуховых с обоеполыми цветками, по-видимому, нередко происходит самоопыление. Обычно самоопыляющейся, вероятно, является наземная форма частухи злаколистной, имеющая более мелкие лепестки и более короткие столбики, чем у других, преимущественно наземных, видов частух. Ее подводная форма с клейстогамными цветками составляет переход к облигатно клейстогамной частухе Валенберга.

Многочисленные виды стрелолиста, а также виды виснерии обычно имеют однополые, но однодомные цветки, располагающиеся в разных частях соцветия: мужские — в верхней, а женские — в нижней его части. Уже у стрелолиста обыкновенного нередко встречаются обоеполые цветки, а у ряда тропических видов этого рода, в том числе у стрелолиста цепкоплодного, нижние цветки обычно имеют по одному кругу вполне развитых тычинок, а верхние мужские цветки — довольно крупные рудименты гинецея. У видов стрелолиста верхние цветки обычно зацветают позднее нижних, что отчасти препятствует самоопылению.

В цветках частуховых приспособлениями к энтомофилии служат обычно яркая окраска венчиков и присутствие нектара в цветках. У частухи, кальдезии и многих других частуховых имеются только характерные для многих однодольных септальные нектарники в щелях между плодолистиками. У видов эхинодоруса они отсутствуют, но имеются слабо функционирующие нектарники у основания листочков околоцветника или вокруг основания гинецея. В цветках стрелолиста слабо развитые нектарники располагаются у основания всех тычинок и плодолистиков, но особенно сильно развиты они у основания стаминодиев и рудиментарных плодолистиков.

Плодики большинства частуховых имеют подэпидермальную воздухоносную ткань и способны даже в течение нескольких месяцев плавать по поверхности воды. Лишь после разрушения этой ткани семена падают на дно водоема и прорастают. Гидрохорный способ распространения дополняется другими. Так, очень легкие и обладающие большой «парусностью» за счет присутствия крыловидной каймы плодики стрелолиста могут распространяться и с помощью ветра. Еще большее значение имеет экзозоохорный способ распространения: плодики многих частуховых, в особенности видов частухи, могут переноситься с комочками почвы на ногах животных и человека. У некоторых видов на плодиках имеются различные выросты, способствующие экзозоохории, например у стрелолиста цепкоплодного (рис. 3, *9*) или у *кальдезии шипоплодной* (Caldesia acanthocarpa). Долго сохраняющиеся на растении твердые и острые плодики звездоплодника (рис. 5) могут распространяться как животными, так и ветром по типу перекати-поля. Последний способ распространения, вероятно, встречается и у частуховых с крупными, растопыренно разветвленными соцветиями, в том числе у частухи обыкновенной. Плодики частуховых нередко находят в желудках рыб и других животных, что свидетельствует о возможности эндозоохории. Такой способ распространения особенно вероятен для костянкообразных плодиков кальдезии.

Многие частуховые размножаются также вегетативно с помощью стелющихся и укореняющихся в узлах надземных побегов (например, у ранализмы длинноносиковой, рис. 5, *1*) или ползучих подземных побегов, заканчивающихся клубенькообразными зимующими почками (у многих видов стрелолиста). У некоторых видов кальдезии и эхинодоруса в соцветиях вместо цветков образуются вегетативные почки, дающие начало молодым растениям после того, как соцветия ложатся на влажную почву. Евро-

пейская *кальдезия белозоролистная* (C. parnassifolia) размножается преимущественно таким способом, так как вполне развитые плоды образуются у нее довольно редко.

Еще в 1827 г. бельгийский ботаник Дюмортье установил в пределах семейства частуховых 2 основные трибы: собственно *частуховых* (Alismeae) с мутовчато расположенными плодиками и *стрелолистовых* (Sagittarieae) со спирально расположенными плодиками на сильно выпуклом цветоложе. К первой трибе принадлежит большинство родов семейства, из которых в умеренно теплых областях северного полушария наиболее распространен род частуха с 12 видами. Из других родов этой трибы наиболее обособлены роды звездоплодник со срастающимися при плодах у своего основания длиннозаостренными плодиками, содержащими более чем один семязачаток, и луронниум с плавающими в воде облиственными соцветиями.

К трибе стрелолистовых принадлежат наиболее крупные (каждый с 25—30 видами) роды семейства: эхинодорус и стрелолист. Первый из них распространен в тропической, а отчасти и в субтропической Америке, замещаясь в Старом Свете прежде присоединявшимися к нему родами бальделлия (в Европе и Северной Африке) с 2 видами и раналисма (в Южной Азии и Африке) тоже с 2 видами. Большинство видов стрелолиста встречается в Северной Америке, но 3 вида — *стрелолист обыкновенный* (S. sagittifolia), *стрелолист плавающий* (S. natans) и *стрелолист трехлистный* (S. trifolia) — широко распространены в Евразии, в том числе и на территории СССР. Еще несколько видов стрелолиста, образующих особый подрод *лофотокарпус* (Lophotocarpus), распространены в тропических странах обоих полушарий и нередко выделяются в самостоятельный род (сюда принадлежит стрелолист цепкоплодный, рис. 3, *8*).

Проведенное в последнее время исследование пыльцы всех родов семейства частуховых в основном подтвердило деление его на 2 трибы, однако бальделлия по строению пыльцевых зерен оказалась более близкой к родам трибы частуховых, а кальдезия по строению пыльцы (а также плодиков) заслуживает выделения в самостоятельную, монотипную трибу.

Один из видов стрелолиста — стрелолист трехлистный — довольно широко культивируется в Китае, Японии и некоторых других азиатских странах в качестве овощного растения ради съедобных клубней и добываемого из них крахмала. Культивируемые разновидности этого вида имеют особенно крупные клубни и более широкие листья по сравнению с дикорастущими. Следует отметить, что многие частуховые, как внетропические, так и тропические, принадлежат к числу очень редких и, по-видимому, быстро вымирающих растений. Таковы европейские виды кальдезия белозоролистная и луронниум плавающий, сохранившиеся лишь в немногих изолированных местонахождениях.

СЕМЕЙСТВО ВОДОКРАСОВЫЕ (HYDROCHARITACEAE)

К семейству водокрасовых принадлежат такие широко распространенные и, наверное, известные многим читателям водные растения, как *водокрас обыкновенный* (Hydrocharis morsus-ranae, рис. 6, *1*) с розетками плавающих листьев, похожих на листья мелкой кувшинки, и *телорез обыкновенный* (Stratiotes aloides, рис. 7, *1*) с розетками наполовину погруженных в воду жестких линейно-ланцетных листьев с пильчато-зубчатым краем, о который легко порезаться (отсюда происходит название этого растения). Оба эти вида имеют относительно крупные цветки с 3 белыми лепестками. Еще одно водокрасовое стало обычным растением водоемов почти во всей Европе — это североамериканская *элодея канадская* (Elodea canadensis, рис. 7, *2*). Ее прозвали «водяной чумой» за способность, размножаясь вегетативно (в Европу были завезены только женские особи этого вида, не приносящие плодов), быстро заполнять водоемы, вытесняя из них другие водные растения. В Европе элодея впервые отмечена в 1836 г. в Ирландии, затем она заселила водоемы Англии, а к 1860 г. распространилась не только в другие страны Западной Европы, но и в страны южного полушария — Австралию и Новую Зеландию.

Семейство водокрасовых включает 16 родов и около 120 видов, распространенных почти повсюду, где есть водоемы, исключая Арктику, север таежной зоны Евразии и высокогорья. Если не считать занесенные на другие континенты и натурализовавшиеся там виды, подобные элодее канадской, только 2 рода — *оттелия* (Ottelia) и *валлиснерия* (Vallisneria) — встречаются как в восточном, так и в западном полушарии. Четыре рода — элодея, *эгерия* (Egeria), *лимнобиум* (Limnobium) и *гидромистрия* (Hydromystria) — содержат только американские виды, а остальные пресноводные роды семейства принадлежат Старому Свету. Три рода водокрасовых — *энгалус* (Enhalus), *талассия* (Thalassia) и *солелюбка* (Halophila) — относятся к так называемым «морским травам» — цветковым растениям, приспособившимся к жизни в соленой воде морей и океанов. Морские водокрасовые распространены преимущественно в тропических областях обоих полушарий, где температура воды обычно не опускается ниже + 20 °C.

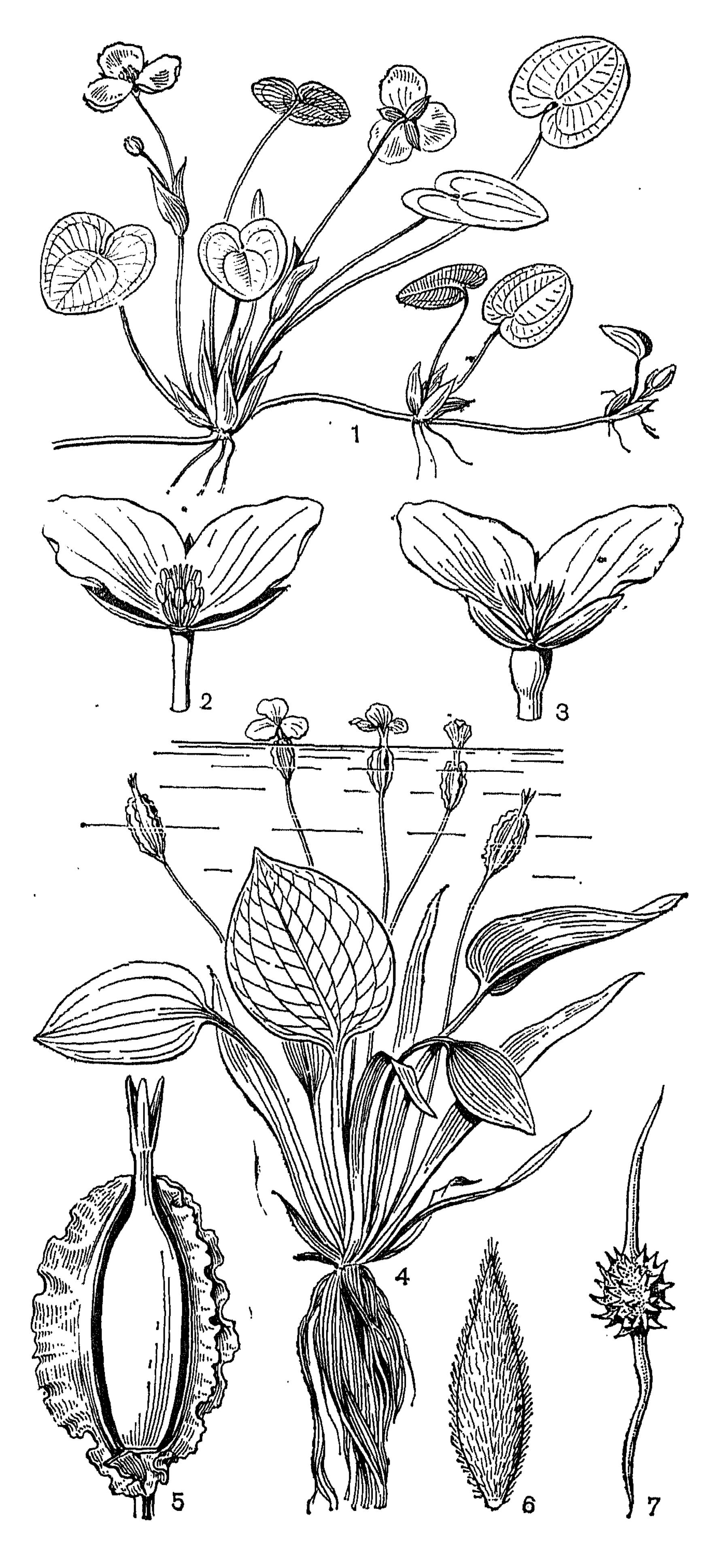


Рис. 6. Водокрасовые.

Водокрас обыкновенный (Hydrocharis morsus-ranae): *1* — общий вид; *2* — мужской цветок с удаленным спереди лепестком; *3* — женский цветок с удаленным спереди лепестком. Оттелия частуховидная (Ottelia alismoides): *4* — общий вид; *5* — плод со вскрытым спереди покрывалом; *6* — семя. Бликса колючесемянная (Blyxa echinosperma): *7* — семя.

За пределы тропиков выходит только *солелюбка овальнолистная* (H. ovalis, рис. 8, *1*), которая в Японии распространена до изотермы в +10 °С, но не дает там цветков и плодов. Этот последний вид принадлежит к числу немногих «морских трав», которые могут расти не только близ побережий морей и океанов, но и вдали от них. Так, во время 24-го рейса научно-исследовательского судна «Академик Вернадский» в августе 1981 г. цветущие и плодоносящие особи солелюбки вместе с корневищами и листовыми розетками талассодендрона реснитчатого (из семейства цимодоцеевых) были подняты драгой в большом количестве с глубины 10—15 м на банке Сая-де-Малья в районе подводного Маскаренского хребта среди Индийского океана.

Водокрасовые — многолетние, реже однолетние (некоторые виды оттелии и *бликсы* — Blyxa) растения, частично или полностью погруженные в воду. По внешнему облику они так разнообразны, что трудно поверить в принадлежность их к одному и тому же семейству. Относительно примитивными в отношении жизненной формы можно считать многолетние виды оттелии с очень коротким утолщенным вертикальным корневищем, закрепленным на дне водоема и несущим розетку прикорневых листьев. Некоторые виды этого рода имеют только погруженные в воду, обычно линейные или ланцетные листья; другим свойственна разнолистность: первые, подводные листья у них ланцетные или линейные, не дифференцированные на черешок и пластинку, а следующие за ними надводные или плавающие в воде листья разделены на довольно длинный черешок и эллиптическую или яйцевидную пластинку (например, у *оттелии частуховидной* — Ottelia alismoides, рис. 6, *4*). У также розеткообразующей валлиснерии имеются только подводные линейные листья. Такие же листья у «морских трав» — энгалуса и талассии, но у них они расположены пучками на верхушках коротких вертикальных побегов, отходящих от длинного ползучего корневища (рис. 8, *6*). Третий род морских водокрасовых — солелюбка также имеет длинные ползучие корневища, но листья у видов этого рода эллиптические и расположенные на укороченных побегах различным образом. У солелюбки овальнолистной (рис. 8, *1*) длинночерешковые листья расположены по 2 на каждом из сильно укороченных боковых побегов корневища; у *солелюбки мелкоколючей* (Halophila spinulosa) многочисленные сидячие листья расположены двумя рядами на относительно длинных побегах; у *солелюбки Энгельманна* (H. engelmannii) сидячие листья расположены пальчато по 5—7 на верхушках также довольно длинных прямостоячих побегов. Жилкование листьев у всех видов солелюбки производит впечатление перистого, так как 2

дуговидные прикраевые жилки соединены со срединной жилкой сильно развитыми анастомозами.

У упомянутых выше водокраса и телореза розеткообразующие особи свободно плавают у поверхности воды, причем сердцевидные пластинки длинночерешковых листьев водокраса расположены на ее поверхности, а у телореза не дифференцированные на черешок и пластинку листья наполовину погружены в воду. Совершенно другой облик имеют водокрасовые с длинными, разветвленными и густо облиственными стеблями, которые могут быть закрепленными на дне водоемов, но легко обрываются или обламываются, продолжая свое развитие в свободно плавающем состоянии. На мелководьях плавающие побеги могут снова прикрепляться к дну водоема с помощью придаточных корней. Примерами таких водокрасовых служат элодея и *гидрилла* (Hydrilla), мелкие сидячие линейно-ланцетные листья которых имеют всего одну жилку и расположены на стебле очередно, супротивно или, чаще, ложными мутовками по 3—5.

У водокрасовых с плавающими на поверхности воды листовыми пластинками, например у водокраса, они обычно цельнокрайние. У родов с мелкими расставленными листьями листовые пластинки более или менее зубчатые; зубчики часто имеются и в верхней части подводных лентовидных листьев валлиснерии и энгалуса. Выше уже говорилось об остропильчатых по краю листьях телореза. Напоминают в этом отношении телорез некоторые виды оттелии с погруженными в воду листьями, а у *оттелии колючей* (Ottelia muricata) шиповидные зубцы имеются не только по краю листа, но и на его поверхности вдоль жилок. У многих водокрасовых листья близ основания влагалищеобразно расширены, а в пазухах их имеются мелкие внутривлагалищные чешуйки с выделяющими слизь железками. Водокрасовые полностью лишены сосудов, их нет даже в корнях.

Строение цветков водокрасовых соответствует двум основным направлениям их эволюции в пределах семейства: от обоеполых цветков к однополым и двудомным и от энтомофильных к анемофильным и гидрофильным. Цветоносы, несущие одиночные цветки или верхоцветные соцветия полузонтики, возникают как боковые побеги из пазух расставленных или собранных в розетку листьев. У представителей всех родов семейства на этих цветоносах имеется так называемое покрывало, образованное двумя (редко одним) свободными или сросшимися друг с другом прицветниками и служащее защитой для развивающихся в них соцветий и одиночных цветков, а у некоторых родов и для плодов. Покрывало чаще бывает перепончатым, но может быть и травянистым, а у некоторых видов оттелии, в

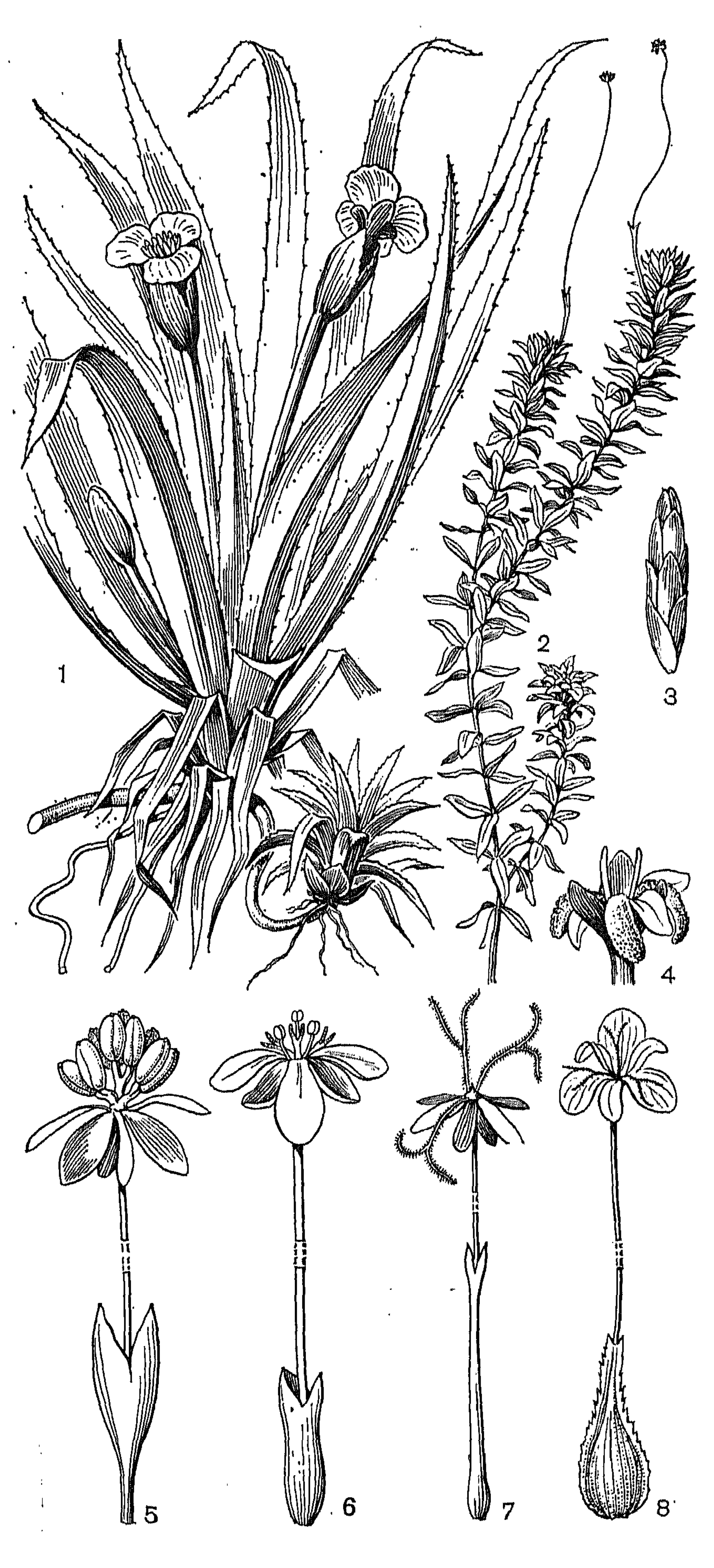


Рис. 7. Водокрасовые.

Телорез обыкновенный (Stratiotes aloides): *1* — общий вид. Элодея канадская (Elodea canadensis): *2* — часть побега с женским цветком; *3* — зимующая почка; *4* — женский цветок; *5* — мужской цветок с покрывалом. Элодея гренадская (E. granatensis): *6* — обоеполый цветок с покрывалом. Элодея болотниковидная (E. callitrichoides): *7* — женский цветок с покрывалом. Лагаросифон большой (Lagarosiphon major): *8* — женский цветок с покрывалом.

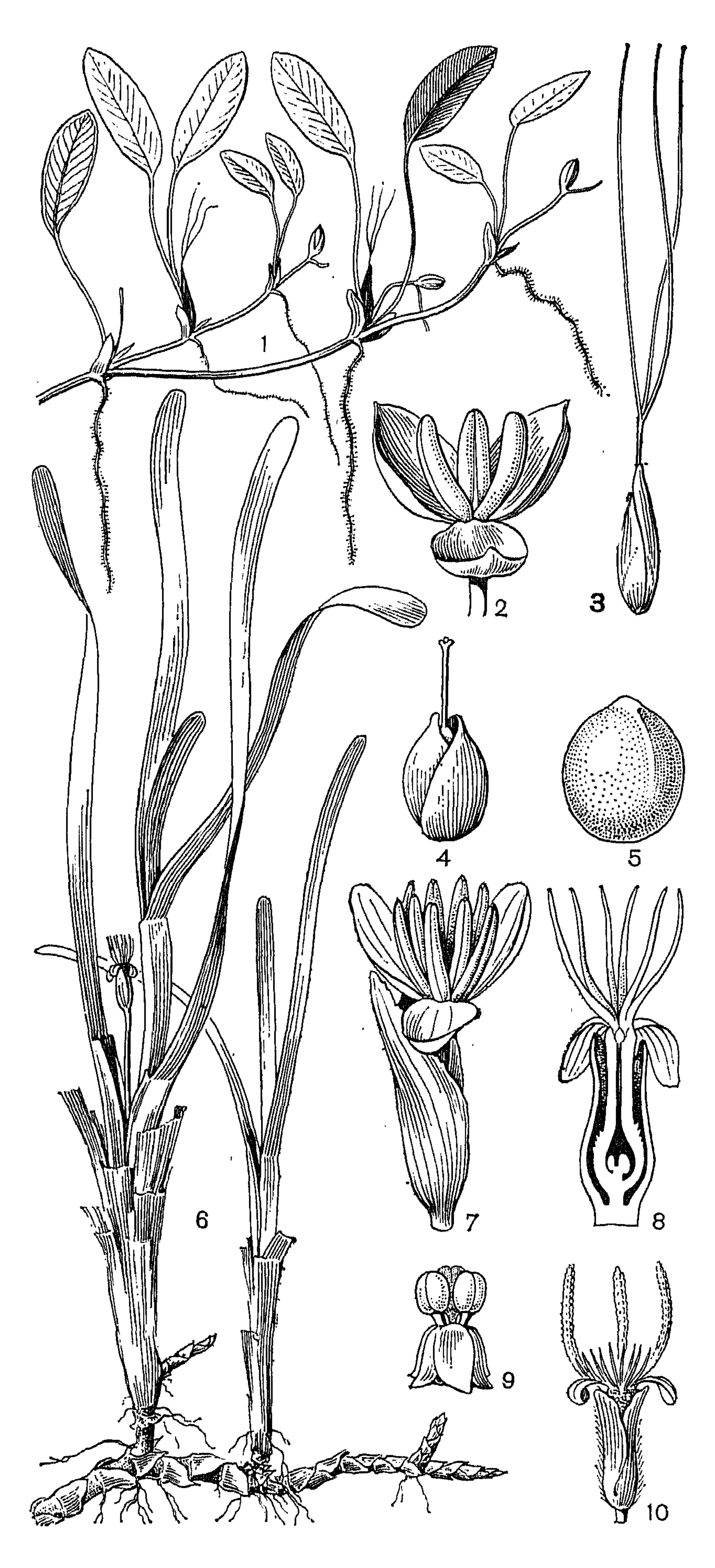


Рис. 8. Морские водокрасовые.

Солелюбка овальнолистная (Halophila ovalis): *1* — общий вид; *2* — мужской цветок; *3* — женский цветок с покрывалом; *4* — плод с покрывалом; *5* — семя. Талассия черепаховая (Thalassia *testudinum*): *6* — общий вид; *7* — мужской цветок с покрывалом; *8* — женский цветок с покрывалом. Энгалус аировидный (Enhalus acoroides): *9* — свободноплавающий мужской цветок; *10* — женский цветок с покрывалом.

том числе оттелии частуховидной (рис. 6, *5*), оно несет до 10 продольных крыловидных выростов.

Цветки водокрасовых почти всегда актиноморфные и трехчленные, обычно с околоцветником из 6 сегментов, которые часто дифференцированы на 3 наружных, более мелких и травянистых сегмента, образующих чашечку, и 3 внутренних, более крупных и окрашенных в белый, реже розовый или желтый цвет сегмента, образующих венчик. Лишь у валлиснерии и бликсы цветки могут быть зигоморфными за счет редукции их частей (например, одной из трех тычинок в мужских цветках валлиснерии). Большинство родов семейства имеет однополые и часто двудомные цветки. Обоеполые цветки встречаются у всех видов оттелии, а также у многих видов бликсы и некоторых видов элодеи, в том числе у *элодеи гренадской* (Elodea granatensis, рис. 7, *6*). Почти одинаковую величину и строение членов околоцветника имеют цветки гидриллы, элодеи и *лагаросифона* (Lagarosiphon), обычно мелкие и малозаметные, что связано с переходом к гидроанемофилии. У представителей другого гидроанемофильного рода — валлиснерии — лепестки редуцированы до очень мелких чешуек, а у солелюбки, цветки которой опыляются под водой, лепестки редуцируются полностью.

Андроцей в цветках водокрасовых обычно представлен 1—5, редко (у телореза) более чем 5, не всегда отчетливыми трехчленными кругами тычинок. В мужских и обоеполых цветках представителей энтомофильных родов один или несколько кругов тычинок видоизменены в стаминодии, несущие выделяющие нектар железки и, таким образом, функционирующие как нектарники. У телореза 15—30 стаминодиев находятся между лепестками и фертильными тычинками, а у водокраса и близких родов в стаминодии видоизменены 1—2 круга самых внутренних тычинок. Стаминодии сохраняются и в женских цветках тех водокрасовых, которые имеют их в мужских цветках, причем у водокраса они прирастают к плодолистикам и производят впечатление выростов гинецея. У гидроанемофильных и гидрофильных водокрасовых как стаминодии, так и фертильные тычинки имеют тенденцию к редукции. Так, у солелюбки только 3 фертильные тычинки, а в очень мелких мужских цветках валлиснерии число их уменьшается до двух (третья превращается в стаминодий). Наконец, у близкого к валлиснерии рода *майдения* (Maidenia) в мужских цветках всего только одна фертильная тычинка. У большинства водокрасовых пыльники расположены на довольно длинных тычиночных нитях, но у представителей морских родов с гидрофильным способом опыления они сидячие

или почти сидячие. Строение пыльников также различно у разных родов. Обычно они имеют 2 двугнездные теки, но у телореза и оттелии — 2 одногнездные теки, а у водокраса — только одну одногнездную теку. У лагаросифона и валлиснерии пыльники очень мелкие с относительно крупными и немногочисленными пыльцевыми зернами. У всех пресноводных водокрасовых и энгалуса пыльцевые зерна шаровидные, обычно с покрытой шипиками наружной оболочкой — экзиной, а у морских родов талассия и солелюбка пыльцевые зерна имеют гладкую оболочку и соединены клейкой массой в цепочкообразные нити. Кроме того, пыльцевые зерна солелюбки имеют почковидную форму и полностью лишены экзины.

Как в обоеполых, так и в женских цветках водокрасовых гинецей состоит из (2)3—6, редко до 15 плодолистиков с многочисленными, очень варьирующими по расположению у разных родов семязачатками. Интересно, что, несмотря на всегда нижнюю и одногнездную завязь с неполными перегородками, гинецей водокрасовых сохраняет апокарпность, так как плодолистики у большинства родов не срастаются друг с другом. Особенно близок к апокарпному гинецей телореза и энгалуса, в то время как у лимнобиума и некоторых других родов он скорее синкарпный, чем апокарпный. Наименьшее число плодолистиков — 3 — у валлиснерии, бликсы, гидриллы и других мелколистных родов; у солелюбки число плодолистиков может варьировать от 2 до 5. Наибольшее число (9—15) плодолистиков известно только у нескольких видов оттелии, нередко выделяемых в самостоятельный род *буттия* (Boottia). Столбик на верхушке завязи развит только у валлиснерии и бликсы; у представителей других родов ветви рыльца сидячие или почти сидячие, обычно двураздельные и покрытые сосочками. Цельные рыльцевые ветви имеют только бликса и солелюбка, причем у солелюбки они совсем не похожи на рыльцевые ветви других водокрасовых: длинные, нитевидные, лишенные сосочков, но бороздчатые на всей внутренней стороне, подобно рыльцевым ветвям некоторых «морских трав» из других семейств. Следует отметить, что женские цветки однодомных и двудомных водокрасовых почти всегда бывают одиночными, но у одних родов (например, у оттелии) они сидячие и плод развивается внутри покрывала, а у других родов они во время цветения выступают на более или менее длинных цветоножках из покрывала.

Многосемянные плоды водокрасовых, имеющие мясистый околоплодник, обычно не вскрываются, и семена освобождаются в результате постепенного разрушения и ослизнения околоплодника. Однако в литературе отмечается, что плоды телореза и водокраса разрываются под давлением разбухающей желатинообразной массы, выделяемой оболочками семян. Относительно немногосемянные плоды гидриллы по форме напоминают стручки некоторых крестоцветных. В зрелом состоянии они обычно имеют перетяжки между семенами, расположенными здесь в один ряд. Наименьшее количество семян (нередко только по одному в каждом из трех плодолистиков) развивается у солелюбки, плоды которой отличаются от плодов других водокрасовых также своей тонкостенностью.

Выше уже отмечалось большое разнообразие жизненных форм водокрасовых, хотя все они принадлежат к настоящим водным растениям. Пресноводные водокрасовые прежде всего делятся на виды с длинными стеблями и очень мелкими расставленными листьями (например, элодея канадская, рис. 7, *2*) и виды розеткообразующие с безлистными ножками часто одноцветковых соцветий. Последние можно разделить еще на закрепленные на дне водоемов (например, оттелия частуховидная, рис. 6, *4*) и свободно плавающие у поверхности воды (например, водокрас обыкновенный, рис. 6, *1*, телорез обыкновенный, рис. 7, *1*). Морские водокрасовые отличаются мощно развитой системой корневищ, которые у *талассии черепаховой* (Thalassia testudinum) составляют 75—90% всей массы растения, и часто лентовидными листьями, собранными пучками на коротких прямостоячих побегах, отходящих от узлов корневища. Для обитающего в тропических морях Старого Света *энгалуса аировидного* (Enchalus acoroides) отмечается очень быстрый рост основания листьев — 1,1—2,2 см в сутки. Это рассматривается как приспособление против обрастания листьев поселяющимися на их поверхности организмами, значительно снижающими их фотосинтетическую активность. Длина листьев этого растения достигает 60 см при ширине 1—1,5 см.

По характеру приспособления к разным способам опыления водокрасовые также могут быть разделены на ряд групп. К первой из них принадлежат наиболее примитивные по строению цветка энтомофильные виды водокраса, телореза, оттелии, лимнобиума, эгерии, венчики которых имеют относительно крупные (диаметром 1—5 см) размеры и ярко окрашены. Самоопылению у них часто препятствует двудомность, наиболее выраженная у телореза и эгерии. У водокраса и лимнобиума мужские и женские цветки нередко встречаются на одной и той же особи, но почти всегда на разных розетках. Следует отметить, что у двудомных водокрасовых особи разного пола часто распространены очень неравномерно, следствием чего является отсутствие плодоносящих растений в

значительных по площади частях ареала этих видов. Так, элодея канадская представлена в Европе только женскими особями, а у телореза обыкновенного в северной части ареала встречаются также только женские экземпляры, не приносящие плодов. У *эгерии густолистной* (Egeria densa), напротив, женские экземпляры встречаются крайне редко. Опылителями энтомофильных водокрасовых, по-видимому, являются мелкие перепончатокрылые, мухи, жуки и другие насекомые со жвалами и короткими хоботками. У некоторых видов оттелии наряду с энтомофильными, вполне развитыми цветками отмечено присутствие клейстогамных цветков. Так, у культивировавшейся в Швейцарии *оттелии овальнолистной* (Ottelia ovalis) из Новой Каледонии летом регулярно образовывались энтомофильные цветки, а весной и осенью — мелкие, погруженные в воду клейстогамные цветки в пазухах листовых влагалищ. Такие клейстогамные цветки имели карликовые, но нормально функционирующие тычинки и рыльца внутри сомкнутых листочков околоцветника. Пыльники в этих цветках не вскрывались обычным способом, а их стенка разрушалась там, где она соприкасалась с рыльцевой ветвью.

Анемофильная группа водокрасовых представлена лишь американским тропическим родом гидромистрия, иногда присоединяемым к роду лимнобиум. Женские цветки гидромистрии имеют длинные и покрытые длинными сосочками рыльцевые ветви, возвышающиеся над поверхностью воды, как и мужские цветки. Имеется указание, что опыление может произойти и на поверхности воды: завядшие рыльцевые ветви опускаются на поверхность воды, где может находиться и пыльца.

Большая группа водокрасовых имеет очень оригинальный способ опыления, переходный от анемофилии к гидрофилии,— гидроанемофилию, когда опыление происходит с помощью ветра, но на поверхности воды или близ нее. Гидроанемофилия более простого типа известна у относительно богатого видами рода элодея. Как мужские, так и женские цветки, а у 3 видов подрода *апаланта* (Apalanthe) — обоеполые цветки образуются здесь в пазухах листьев по одному в урновидном или трубчатом покрывале. На поверхность воды они выносятся быстро и сильно удлиняющейся верхушкой завязи — гипантием, а у мужских цветков — разрастающейся цветоножкой. У видов с обоеполыми цветками (например, у элодеи гренадской, рис. 7, *6*) гипантии достигают в длину 1,5—6 см, у большинства видов с однополыми цветками — 15 см, а у некоторых видов, например у *элодеи болотниковидной* (Elodea callitrichoides, рис. 7, *7*),—25—30 см. Женские цветки элодеи обычно погружены в воду, на поверхности которой остаются рыльцевые ветви с водоотталкивающей поверхностью. Пыльники мужских цветков возвышаются над водой и вскрываются взрывчато, рассеивая на поверхность воды пыльцевые зерна. Последние, как и рыльца, не смачиваются водой, благодаря тому что между шипиками экзины задерживается воздух. Плавая по поверхности воды, пыльцевые зерна приходят в соприкосновение с рыльцевыми ветвями женских цветков.

Уже у одного из видов элодеи — *элодеи Нуттала* (E. nuttallii) — мужские цветки в фазе бутонов обрывают относительно короткие цветоножки, всплывают на поверхность воды и здесь расцветают, высыпая пыльцу. Результатом дальнейшей специализации к гидроанемофилии является замечательный способ опыления, свойственный таким водокрасовым, как валлиснерия, гидрилла, лагаросифон, майдения, *нехамандра* (Nechamandra) и энгалус, и уже описанный на примере валлиснерии в первой части пятого тома «Жизни растений» (с. 73, рис. 40). Обычно образующиеся в большом количестве очень мелкие мужские цветки в фазе бутонов отделяются от материнского растения и всплывают на поверхность воды. Затем сегменты околоцветника отгибаются в стороны и цветки, подобно крошечным корабликам, свободно плавают на поверхности воды. Важно отметить, что, в отличие от элодеи Нуттала, пыльца здесь не выпадает из пыльников, оставаясь в виде соединенного с ними комочка, а нити тычинок располагаются под острым углом к поверхности воды. Опыление происходит путем случайного соприкосновения комочка пыльцы с возвышающимися над водой рыльцевыми ветвями женских цветков, т. е. не на поверхности воды, как у элодеи, а в воздухе. Попавшая в воду пыльца быстро погибает. Женские цветки выносятся на поверхность воды различными способами. У валлиснерии сильно удлиняется цветоножка (она растет со скоростью до 2 см в час), после цветения она спирально скручивается и погружает развивающийся плод в воду. У гидриллы, подобно элодее, удлиняется гипантий, который внешне напоминает цветоножку, но в действительности находится между околоцветником и расположенной в пазухе листа сидячей завязью. У энгалуса, напротив, удлиняется ножка одноцветкового соцветия и цветок выносится на поверхность воды, одетый в покрывало. Различное строение имеют и мужские цветки у разных родов. Так, у лагаросифона все 6 сегментов околоцветника отгибаются книзу, образуя «кораблик», а роль паруса играют 3 крупных, направленных вверх стаминодия. У валлиснерии 2 сегмента околоцветника образуют «кораблик», а третий, более

маленький сегмент приподнят над водой и служит парусом.

Наиболее высокоспециализированный способ опыления — настоящую гидрофилию — имеют 2 морских рода водокрасовых — талассия и солелюбка. Важным приспособлением к этому способу опыления являются здесь склеенные в цепочкообразные нити пыльцевые зерна, которые в таком виде, естественно, имеют больше шансов зацепиться в воде за длинные рыльцевые ветви.

У большинства водокрасовых покрытые клейкой массой семена могут распространяться как потоками воды, так и экзозоохорно — с помощью водных животных. У талассии и солелюбки семена обычно падают на дно сразу после освобождения из плода, но все же могут распространяться на более далекие расстояния морскими течениями или во время штормов. У энгалуса семена плавают по поверхности воды до разрушения семенной оболочки, после чего тяжелый зародыш падает на дно и прорастает. У *бликсы колючесемянной* (Blyxa echinosperma) семена имеют специальные шипообразные выросты для заякоривания в шерсти или перьях животных (рис. 6, 7).

У большинства водокрасовых возможности полового размножения очень ограничены. Многие виды этого семейства редко цветут и еще реже приносят плоды. Даже водокрас обыкновенный, несмотря на обильное ежегодное цветение, очень редко плодоносит. У широко, но рассеянно распространенной в СССР *гидриллы мутовчатой* (Hydrilla verticillata) только недавно Н. С. Пробатовой были обнаружены цветки и плоды. Отсюда понятно, что большинство водокрасовых распространяются главным образом вегетативно. У элодеи, гидриллы и других родов с длинными ветвистыми стеблями каждая часть растения, несущая почку или хотя бы один узел, способна регенерировать в новую особь. Кроме того, внетропические виды этих родов осенью образуют большое количество зимующих почек, также дающих начало новым особям. Именно за счет такого интенсивного вегетативного размножения занесенная в Европу элодея канадская стала «водяной чумой». Водокрас, телорез, валлиснерия и многие другие розеткообразующие водокрасовые образуют столонообразные пазушные побеги, несущие на верхушке вегетативную почку, которая, еще не теряя связи с материнским растением, быстро развивается в молодую особь. Морские водокрасовые легко размножаются путем переноса частей корневищ или облиственных побегов с обломками корневищ водой, особенно во время штормов.

Водокрасовые делят на 4 неравных по объему подсемейства: собственно *водокрасовые* (Hydrocharitoideae), *валлиснериевые* (Vallisnerioideae), *талассиевые* (Thalassioideae) и *солелюбковые* (Halophiloideae). К первому из них принадлежат наиболее примитивные по строению цветков, часто энтомофильные роды, обычно с разделенным на чашечку и венчик околоцветником, с покрывалом из 1—2 свободных прицветников и гинецеем из 6 и больше плодолистиков. Подсемейство собственно водокрасовых, в свою очередь, делится на 4 трибы: *оттелиевые* (Ottelieae), *водокрасовые* (Hydrochariteae), *телорезовые* (Stratioteae) и *энгалусовые* (Enhaleae). В трибу оттелиевых входит наиболее крупный род семейства — оттелия, 40 видов которого распространены главным образом в тропических и субтропических областях обоих полушарий, но один вид — оттелия частуховидная (рис. 6, *4*) доходит в Восточной Азии до южной части советского Дальнего Востока. Среди представителей этого рода, для которого очень характерно травянистое, плотно охватывающее плод покрывало, имеются виды с обоеполыми, однодомными и двудомными цветками, с плавающими на поверхности воды и полностью погруженными в воду листьями, многолетники и однолетники. К трибе водокрасовых, кроме широко распространенного водокраса (рис. 6, *1*), принадлежат еще небольшие американские роды лимнобиум и гидромистрия, из которых последний имеет опыляющиеся ветром цветки. Все представители этой трибы — плавающие у поверхности воды розеткообразующие растения. Единственный вид трибы телорезовых — телорез обыкновенный (рис. 7, *1*) довольно широко распространен во внетропических областях Евразии. Быстро разрастаясь, его розетки часто полностью занимают поверхность водоемов, которые производят в этом случае обманчивое впечатление зеленых «лужаек», через которые не только нельзя пройти, но и трудно проплыть на лодке. Триба энгалусовых тоже состоит из одного вида — *энгалуса аировидного* (E. acoroides), распространенного в тропической части Индийского океана. По строению вегетативных органов энгалус сходен с «морскими травами» из других семейств, а по способу опыления — с валлиснерией, занимая промежуточное положение между подсемействами.

Подсемейство валлиснериевых, для которых характерно присутствие только 3 плодолистиков и покрывала из 2 сросшихся друг с другом прицветников, а также некоторая редукция околоцветника в связи с приспособлением к гидроанемофилии, представлено 3 трибами: *гидрилловые* (Hydrilleae), *валлиснериевые* (Vallisnerieae) и *бликсовые* (Blyxeae). К трибе гидрилловых принадлежат мелколистные водокрасовые с длинными разветвленными стеблями.

Наиболее крупный род — элодея включает 18 американских видов, из которых элодея канадская (рис. 7, *2*) в настоящее время распространена также в Евразии и Австралии. Внешне очень похожие на элодею представители рода эгерия имеют, однако, энтомофильные цветки. Широко известным аквариумным растением является *валлиснерия спиральная* (Vallisneria spiralis), обитающая в южной половине Евразии и в Северной Африке. В СССР особенно большие заросли она образует в мелководьях северной части Каспийского моря близ устья Волги. Кроме валлиснерии, к трибе валлиснериевых принадлежит еще западноавстралийский род майдения, замечательный еще более мелкими, чем у валлиснерии, свободноплавающими мужскими цветками с одной вполне развитой тычинкой. Трибу бликсовых составляет всего один, но очень полиморфный род бликса с 10 видами, распространенными в Южной и Юго-Восточной Азии, Африке и Австралии. В его пределах есть виды с расставленными и собранными в розетку листьями, с обоеполыми и однополыми цветками.

Подсемейство талассиевых представлено лишь одним родом талассия с 2 видами: талассией черепаховой (рис. 8, *6*), распространенной в Карибском море, и *талассией Хемприха* (Talassia hemprichii), распространенной в Индийском океане и западной части Тихого океана. Это морские длиннокорневищные травы, имеющие двудомные цветки со слабо развитым околоцветником из 6 почти одинаковых сегментов и гинецеем из 6—12 плодолистиков. Цветки опыляются под водой, и пыльцевые зерна склеены в цепочковидные нити.

Наиболее высокоспециализированное подсемейство солелюбковых включает только один пантропический род солелюбка с 5 видами. Подобно другим «морским травам», это длиннокорневищные многолетники, однако листья у них не линейные, а обычно эллиптические, у солелюбки овальнолистной (рис. 8, *1*) с довольно длинным черешком. Мужские цветки солелюбки расположены на коротких цветоножках и состоят из 3 сегментов околоцветника и 3 тычинок с сидячими пыльниками. Женские цветки сидячие и окруженные покрывалом из 2 перепончатых прицветников. Яйцевидная завязь несет на верхушке рудименты 3 сегментов околоцветника и 2—5 (чаще 3) длинных нитевидных рыльцевых ветви. Пыльцевые зерна солелюбки также склеены в цепочки.

Многие водокрасовые используются или могут быть использованы в качестве аквариумных растений (виды элодеи, валлиснерии, эгерии, лимнобиума и др.). Листья оттелии частуховидной идут на салат, а плоды этого растения, как и плоды энгалуса аировидного, употребляют в пищу в печеном или вареном виде. Некоторые виды оттелии применяют в народной медицине. Из волокон листьев энгалуса можно изготовлять грубую ткань. Некоторые водокрасовые, особенно элодея канадская и телорез обыкновенный, способны полностью заполнять водоемы, мешая речному судоходству, однако они могут быть использованы в качестве хорошего удобрения для полей.

ПОРЯДОК НАЯДОВЫЕ (NAJADALES)

СЕМЕЙСТВО АПОНОГЕТОНОВЫЕ (APONOGETONACEAE)

Среди водных растений тропиков Старого Света заметное место принадлежит видам *апоногетона* (Aponogeton, табл. 1, *1*) — единственного рода семейства апоногетоновых, естественный ареал которого включает Африку к югу от Сахары, Южную Азию и Северную Австралию.

В роде апоногетон около 45 видов. Особенно много видов этого рода на Мадагаскаре — здесь встречаются 11 видов, эндемичных для этого острова и близлежащих Коморских островов. В ископаемом состоянии (олигоцен — около 25 млн. лет назад) отпечатки листьев одного из видов этого рода были найдены далеко за пределами тропиков — в Западном Казахстане (С. Г. Жилин, 1974).

По внешнему облику виды апоногетона напоминают обычные в наших водоемах рдесты (Potamogeton), однако уже в отношении жизненной формы имеются существенные отличия: все виды апоногетона — розеткообразующие растения с выходящими из пазух листьев розетки безлистными цветоносами и клубневидно утолщенным симподиальным корневищем, от которого отходят многочисленные тонкие корни.

Листья апоногетона обычно отчетливо разделены на короткое влагалище, черешок и цельнокрайнюю пластинку, форма которой варьирует от линейной до яйцевидной, но чаще всего бывает эллиптической или ланцетной. Вполне сидячие линейно-ланцетные листья имеет африканский *апоногетон валлиснериевидный* (A. vallisnerioides), а у африканского *апоногетона ситникового* (A. junceus) листовая

пластинка редуцирована до средней жилки, в которую непосредственно переходит черешок. У многих видов или только погруженные, или только плавающие листья (последние обычно с более широкими и менее прозрачными пластинками), но не так уж редко и те и другие есть в пределах одного и того же вида и на одном и том же растении. Обычно листовые пластинки имеют утолщенную среднюю жилку и несколько дополнительных дуговидных жилок, соединенных друг с другом и со средней жилкой сетью поперечных анастомозов. Замечательны листья у разводимого в аквариумах *апоногетона мадагаскарского* (A. madagascariensis), более известного под названием *апоногетона продырявленного* (A. fenestralis), а также «растения-сетки» или «растения-кружева» (рис. 9, *1*). Его листовые пластинки уже в самом начале своего развития теряют ткань между жилками, действительно становясь похожими на мелкоячеистую сеть или кружево. Эта особенность в какой-то степени предохраняет листовую пластинку от повреждений при обитании в быстро текущих ручьях и речках.

Колосовидные соцветия апоногетоновых располагаются на длинных ножках, выносящих их над поверхностью воды. У многих видов соцветия — простые колосья со спирально расположенными на довольно толстой оси цветками, у других они от основания делятся на 2, реже 3—10 ветвей, причем в этом случае цветки часто располагаются лишь на одной стороне каждой из ветвей (рис. 9, *3*). У основания соцветия имеется окутывающее его покрывало, обычно быстро опадающее после того, как соцветие выходит из воды.

Цветки апоногетоновых обычно обоеполые, реже однополые, зигоморфные или актиноморфные, первично 3-членные, без прицветников. Сегменты околоцветника все одинакового строения, чаще всего их 2, реже 3 (тогда третий меньше двух других), 1 или они вообще отсутствуют. У многих видов сегменты околоцветника лепестковидные и окрашенные в белый, розовый или желтый цвет, но остающиеся при плодах и зеленеющие, у других они с самого начала больше похожи на прицветники. У *апоногетона двуколосого* (A. distachyon) и некоторых других видов единственный сегмент околоцветника сильно увеличен (рис. 10,*4*). Тычинок обычно 6, расположенных в 2 круга, с довольно длинными нитями и мелкими двугнездными пыльниками, реже (иногда в пределах одного и того же растения) число тычинок достигает 12, и тогда они расположены в 3—4 круга. Пыльцевые зерна однобороздные. Гинецей состоит обычно из 3, реже 2—9 почти свободных сидячих плодолистиков, с 2—8 семязачатками в каждом плодолистике. Каждый плодолистик на

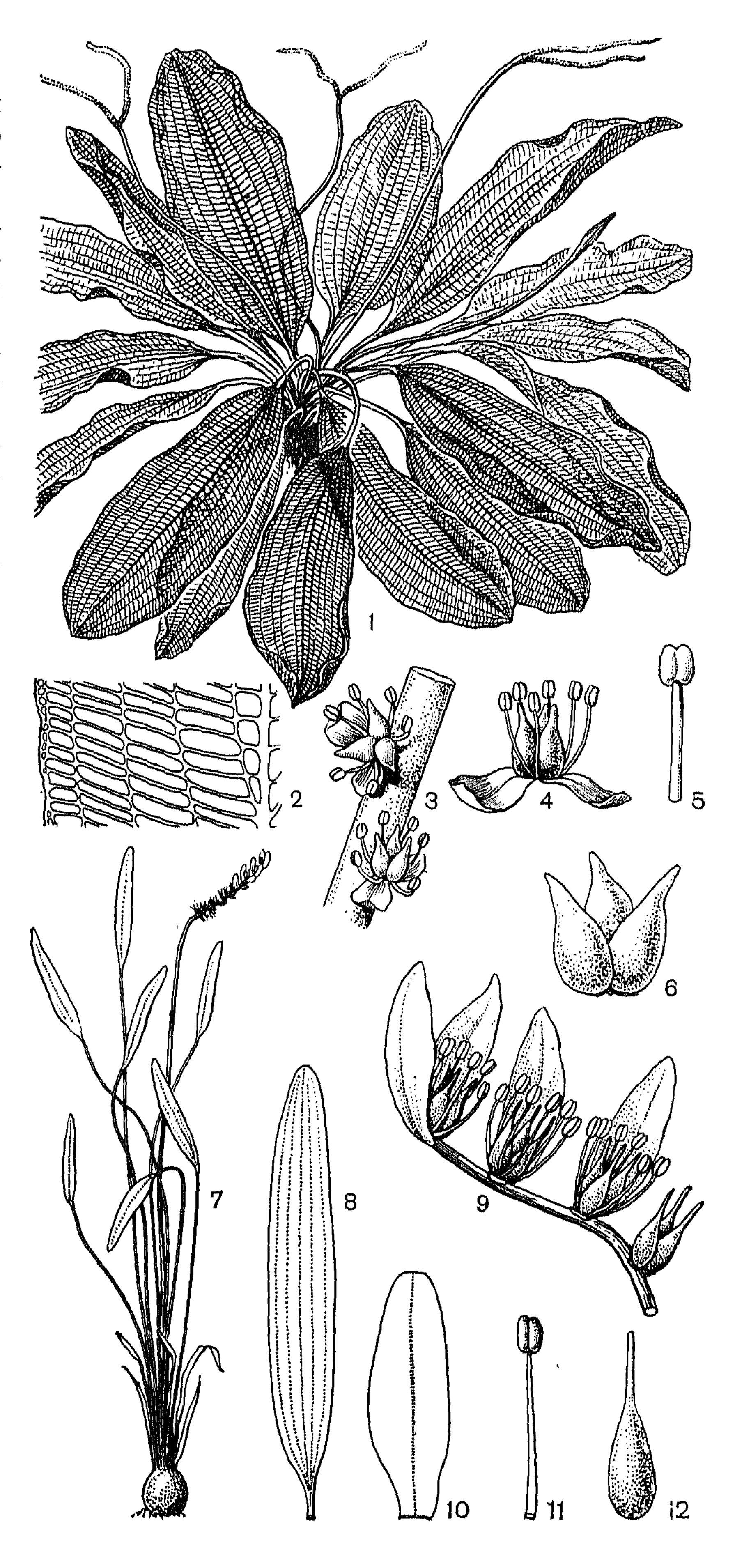


Рис. 9. Апоногетоновые.

Апоногетон мадагаскарский (Aponogeton madagascariensis): *1* — общий вид; *2* — часть листовой пластинки; *3* — часть соцветия; *4* — цветок; *5* — тычинка; *6* — плод. Апоногетон изящный (A. gracilis): *7* — общий вид; *8* — листовая пластинка; *9* — часть соцветия; *10* — листочек околоцветника; *11* — тычинка; *12* — листовка.

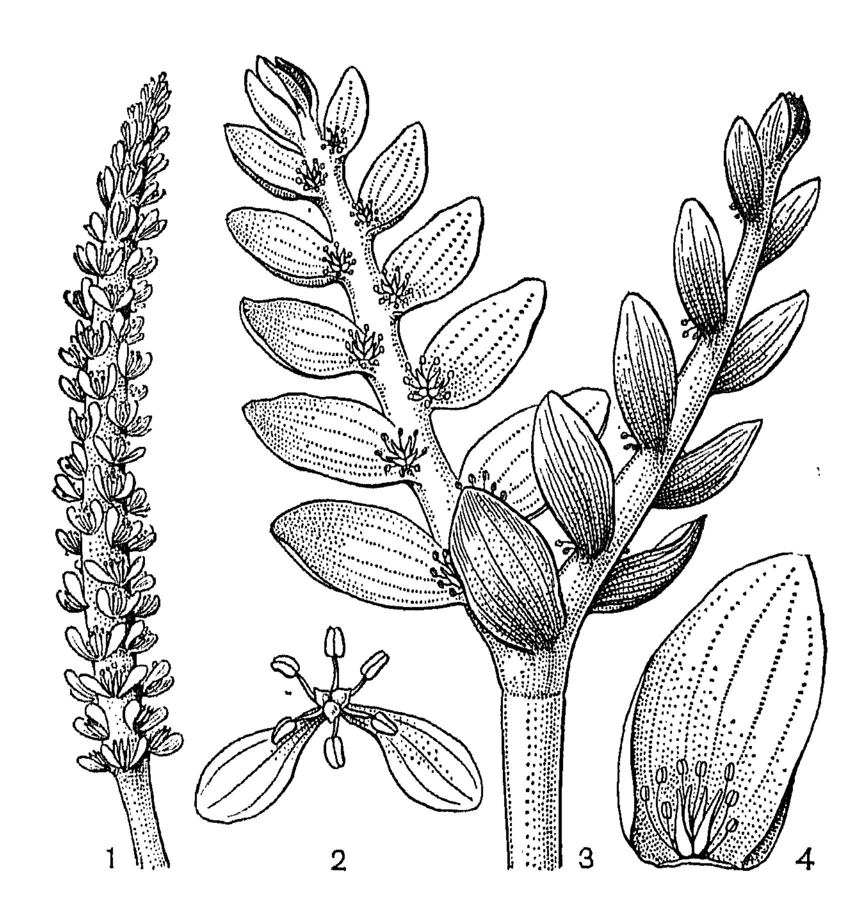


Рис. 10. Соцветия и цветки апоногетоновых.

Апоногетон волнистый (Aponogeton undulatus): *1* — соцветие; *2* — цветок. Апоногетон двуколосый (A. distachyon): *3* — соцветие; *4* — цветок.

верхушке оттянут в короткий столбик, несущий низбегающее рыльце в виде продольной бороздки на внутренней стороне (рис. 9, *6*, *12*).

Формирующийся из гинецея плод — многолистовка погружается в воду, где околоплодник постепенно разрушается, освобождая лишенные эндосперма семена, которые сразу падают на дно или некоторое время (до нескольких часов) плавают на поверхности. Прорастание семян происходит довольно быстро: от одного дня до нескольких недель.

В экологическом отношении некоторые виды апоногетона не имеют узкой приуроченности, другие, напротив, обитают или только в быстро текущих речках и ручьях, или только в стоячих водоемах. Есть виды, например австралийский *апоногетон шестилисточковый* (A. hexapetalus), растущие в водоемах, существующих только 3—4 месяца в году, а затем сильно пересыхающих. При обитании в относительно глубоких водоемах соцветия могут не достигать поверхности воды и оставаться заключенными в покрывало. В этом случае одни виды, например австралийский *апоногетон пузырчатый* (A. bullosus), не образуют плодов, другие, например апоногетон мадагаскарский, опыляются клейстогамно, образуя более мелкие плоды с небольшим количеством семян.

Способ перекрестного опыления у видов апоногетона еще недостаточно изучен. Присутствие септальных нектарников между плодолистиками и часто довольно яркая окраска цветков, собранных в соцветия, свидетельствуют в пользу энтомофилии, хотя возможность опыления цветков ветром не может считаться исключенной. Возможно также опыление полупогруженных в воду соцветий пыльцой, высыпавшейся на поверхность воды. Самоопыление обычно исключается за счет протандрии (рыльца становятся восприимчивы к пыльце лишь после высыпания ее из пыльников того же цветка), а у *апоногетонов Трупина* (A. troupinii) и *двудомного* (A. dioecus) — за счет перехода к двудомности. У некоторых видов однополые цветки встречаются и в пределах одного и того же соцветия. Так, у *апоногетона Лории* (A. loriae) нижние цветки в соцветии обоеполые, а верхние мужские — с рудиментами плодолистиков, у *апоногетона голоцветкового* (A. nudiflorus) нижние цветки соцветия женские, не имеющие околоцветника. Южноафриканский *апоногетон Ремана* (A. rehmannii) — апомиктический вид, в его соцветиях имеются только женские цветки, а у *апоногетона волнистого* (A. undulatus) из Индии обычна вивипария: соцветия видоизменяются в молодые растения, которые опускаются на дно и укореняются.

Во всех тропических странах, где встречаются виды семейства апоногетоновых, местные жители употребляют в пищу в печеном или вареном виде их богатые крахмалом клубнеобразные корневища. Кроме того, многие виды апоногетона культивируют в качестве аквариумных растений. Среди них особенно популярен южноафриканский апоногетон двуколосый, введенный в культуру уже с 1780 г. и натурализовавшийся во многих водоемах Западной Европы, Австралии и Южной Америки. Несколько реже встречаются в культуре апоногетон волнистый, апоногетон пузырчатый из Австралии, мадагаскарский *апоногетон ульвовидный* (A. ulvaceus) и апоногетон мадагаскарский. Последний вид, замечательный своими сетчатыми листьями, культивируют уже более 100 лет, однако в аквариумах он живет недолго и очень требователен к температурным условиям.

СЕМЕЙСТВО ШЕЙХЦЕРИЕВЫЕ (SCHEUCHZERIACEAE)

Единственный род семейства шейхцериевых — *шейхцерия* (Scheuchzeria) — представлен всего двумя очень близкими видами, часто принимаемыми за европейский и североамериканский подвиды одного вида — *шейхцерии болотной* (S. palustris), широко распространенной в холодных и умеренно теплых областях северного полушария. У южной границы своего ареала шейхцерия известна лишь из немногих

изолированных местонахождений, обычно в горных районах (Пиренеи, Альпы, Карпаты, Северные Кордильеры), но также и на равнинах. Например, в Харьковской и Воронежской областях СССР она встречается на реликтовых сфагновых болотах песчаных надлуговых террас, в речных долинах вместе с многими другими северными видами (пушицей, росянкой, клюквой и др.).

Шейхцерия болотная (рис. 11, *1*, *2*) — небольшое (всего до 20 см высотой) многолетнее болотное растение с длинными (до 0,5 м), часто разветвленными симподиальными корневищами, которые играют заметную роль в закреплении сфагнового покрова на болотах, особенно так называемых сфагновых мочажин. В цветущем состоянии шейхцерия малозаметна, так как ее кистевидные соцветия с невзрачными цветками лишь едва возвышаются над сфагновым мхом, а линейные, очередные, двурядно расположенные на коротком стебле листья можно принять за листья какого-либо представителя осоковых или злаков. У основания листьев имеются довольно длинные открытые влагалища, отделенные от пластинки поперечным перепончатым выростом — язычком, а немного ниже верхушки листа на его верхней стороне хорошо заметна почти округлая ямка — водяная пора, служащая, подобно гидатодам, для выделения избыточной воды. В пазухах листьев шейхцерии расположены многоклеточные волоски, гомологичные внутривлагалищным чешуйкам многих других водных и болотных однодольных. Во всех вегетативных органах много воздухоносной ткани, позволяющей побегам шейхцерии возвышаться над поверхностью воды.

Заканчивающие собой облиственные репродуктивные побеги, кистевидные соцветия шейхцерии обычно состоят всего из 3—6(10) обоеполых актиноморфных цветков, расположенных на коротких ножках в пазухах прицветников. Околоцветник представлен 6 небольшими желтовато- или буровато-зелеными сегментами, расположенными в два 3-членных круга. Также расположенные двумя 3-членными кругами тычинки заметно выше околоцветника и состоят из довольно крупных красно-бурых пыльников на сильно удлиняющихся к концу цветения нитях. Связник пыльников вытянут на верхушке в заостренный надсвязник. Пыльцевые зерна безапертурные. Гинецей составляют 3, реже 2 или 4—6 лишь едва сросшихся у основания, а при плодах свободных плодолистиков. Каждый плодолистик несет 2, реже больше анатропных семязачатка и несколько суживается к расположенному на его верхушке сидячему дисковидному рыльцу, покрытому довольно длинными сосочками. При плодах репродуктивные побеги



Рис. 11. Шейхцерия болотная (Scheuchzeria palustris):
1 — общий вид цветущего растения; *2* — общий вид плодоносящего растения; *3* — цветок; *4* — плод; *5* — семя.

шейхцерии становятся более заметными, так как несут относительно крупные желто-зеленые плоды — многолистовки, части которых сильно вздуты и вскрываются щелью по швам плодолистиков.

Шейхцерия принадлежит к числу ветроопыляемых растений, причем возможность самоопыления уменьшается за счет протандрии — более раннего созревания пыльников по сравнению с рыльцами того же цветка. Широкоэллипсоидальные, довольно крупные семена распространяются главным образом гидрохорно, так как обладают хорошей плавучестью благодаря наличию воздухоносной ткани в оболочке. Кроме того, шейхцерия быстро размножается вегетативным путем, так как ветви корневища быстро теряют связь с материнским растением. Возможен также перенос водой во время половодья небольших частей сфагнового покрова болота вместе с корневищами шейхцерии и других болотных растений.

СЕМЕЙСТВО СИТНИКОВИДНЫЕ, ИЛИ ТРИОСТРЕННИКОВЫЕ (JUNCAGINACEAE)

Представители этого небольшого, включающего всего 5 родов и около 20 видов, семейства мало бросаются в глаза из-за своего невзрачного облика, но интересны как группа, переходная от относительно примитивных, энтомофильных семейств однодольных, подобных частуховым, к анемофильным и гидрофильным семействам высокоспециализированных водных растений (рдестовым, дзанникеллиевым и др.). Ареал этого семейства охватывает почти все внетропические области как в северном, так и в южном полушарии, а также горные районы тропиков. Почти по всему ареалу семейства распространен род *триостренник* (Triglochin) с 15 видами, из которых 2 встречаются и на территории СССР. Остальные роды имеют более ограниченные ареалы: *цикногетон* (Cycnogeton) и *маундия* (Maundia) — в Австралии и Тасмании, *тетронциум* (Tetroncium) — во внетропической части Южной Америки и *лилея* (Lilaea) — вдоль Тихоокеанского побережья Америки от Юго-Западной Канады до Чили включительно.

Большинство видов ситниковидных — розеткообразующие многолетники с коротким, реже более длинным и разветвленным корневищем, двурядно расположенными линейными (иногда щетиновидными) листьями и колосовидными или кистевидными соцветиями на длинных безлистных ножках. К однолетникам, также имеющим собранные в розетку листья и безлистные ножки соцветий, принадлежат несколько австралийских видов триостренника, в том числе *триостренник капканный* (Triglochin calcitrapa, рис. 12, *4*). Обычно высота однолетников не превышает 10 см, а *триостренник мельчайший* (T. minutissimum) представляет собой карликовое растеньице высотой 1,5—3(4) см с щетиновидными листьями и соцветиями с 4—11 цветками. Плоские, реже полуцилиндрические листья ситниковидных у основания расширены и образуют свободные (не сросшиеся краями) влагалища, а в месте перехода их в пластинки имеется поперечный перепончатый вырост — язычок. В пазухах листьев заметны характерные для многих болотных и водных однодольных внутривлагалищные чешуйки с выделяющими слизь железками.

Соцветия всегда заканчивают собой укороченные побеги с розетками листьев и не имеют у основания предлистьев. Прицветники в соцветии также отсутствуют. Цветки у разных родов семейства довольно сильно различаются по строению. У триостренника и цикногетона они обоеполые, актиноморфные и 3-членные. Очень мелкие и расположенные двумя кругами 6 сегментов околоцветника имеют оригинальное строение: с внутренней (верхней) стороны они сильно вогнуты и напоминают створку раковины. В каждом таком сегменте располагается почти сидячий двугнездный пыльник, прикрепленный к основанию листочка. Таким образом, тычинки располагаются здесь двумя кругами, но, в отличие от близкого семейства шейхцериевых, не чередуются с сегментами околоцветника, а противостоят им, что позволило некоторым авторам принимать сегменты околоцветника у ситниковидных за прицветники (брактеи), а весь цветок — за соцветие из нескольких однополых цветков. Шаровидные пыльцевые зерна имеют гладкую оболочку, как и у представителей многих других анемофильных семейств и родов.

Гинецей у видов триостренника состоит из 6 расположенных мутовчато плодолистиков, которые обычно полностью срастаются друг с другом своей брюшной (вентральной) частью. Лишь у *триостренника заостренного* (T. mucronatum) верхушки плодолистиков остаются свободными и переходят в острие. Существенное различие имеется в числе развитых плодолистиков: у широко распространенного *триостренника морского* (T. maritimum) все 6 плодолистиков развиты и несут по одному анатропному семязачатку, а у остальных видов этого рода 3 вполне развитых плодолистика чередуются с 3 стерильными и более или менее редуцированными. У представителей близкого к триостреннику рода цикногетон все 6 плодолистиков одинаково развитые и до основания свободные. У обоих родов плодолистики в верх-

ней части более или менее оттянуты и заканчиваются длинпососочковыми рыльцами, сливающимися у видов с полностью сросшимися плодолистиками в одно дисковидное рыльце.

У очень обособленного и даже выделявшегося некоторыми авторами в особое семейство австралийского рода маундия число сегментов околоцветника варьирует от 2 до 4, вследствие чего цветки становятся более или менее зигоморфными. Тычинок у маундии обычно 6, с сидячими пыльниками. Этот род отличается от триостренника и по положению семязачатка в плодолистике: он здесь висячий и ортотропный.

Тетронциум магелланский (Tetroncium magellanicum, рис. 12, *7—10*), в отличие от других представителей семейства, имеет не только однополые, но и двудомные цветки. Как соцветия, так и цветки мужских особей очень сходны по строению с соцветиями и цветками рдестовых (ср. рис. 13 и 14). Они также имеют 4 сегмента околоцветника и 4 тычинки с сидячими пыльниками, прикрепленными к основанию сегментов. Женские цветки в соцветиях женских особей обращены вниз и состоят из 4 сегментов околоцветника и 4 рогообразных, близ верхушки свободных плодолистиков.

Еще оригинальнее цветки представителей американского рода лилеи, выделявшегося многими авторами в самостоятельное семейство. Их колосовидные соцветия могут быть двух типов: одни — на довольно длинных цветоносах, выступающих из листовых влагалищ, несут только женские цветки без околоцветника, состоящие из одного плодолистика с одним семязачатком и относительно коротким столбиком; другие — отчасти скрытые во влагалищах листьев и состоящие из обоеполых цветков, кроме одного или немногих конечных мужских цветков. Каждый обоеполый цветок имеет один прицветникообразный сегмент околоцветника, который срастается с основанием единственной тычинки, и один плодолистик. Кроме того, у основания цветоносов, во влагалищах листьев обычно имеются еще 1—2 женских цветка, которые кажутся сидячими, но в действительности заканчивают собой самостоятельные, сильно укороченные пазушные ветви. Эти цветки лишены околоцветника, а их одноплодолистиковый гинецей имеет необычайно длинный, иногда до 14 см, прямой нитевидный столбик с булавовидным рыльцем. Такой длинный столбик, по-видимому, необходим для того, чтобы рыльце всегда возвышалось над поверхностью воды, так как лилея растет на болотах и в мелких водоемах.

Плод ситниковидных обычно состоит из свободных или сросшихся друг с другом, невскрывающихся, односемянных частей, число кото-

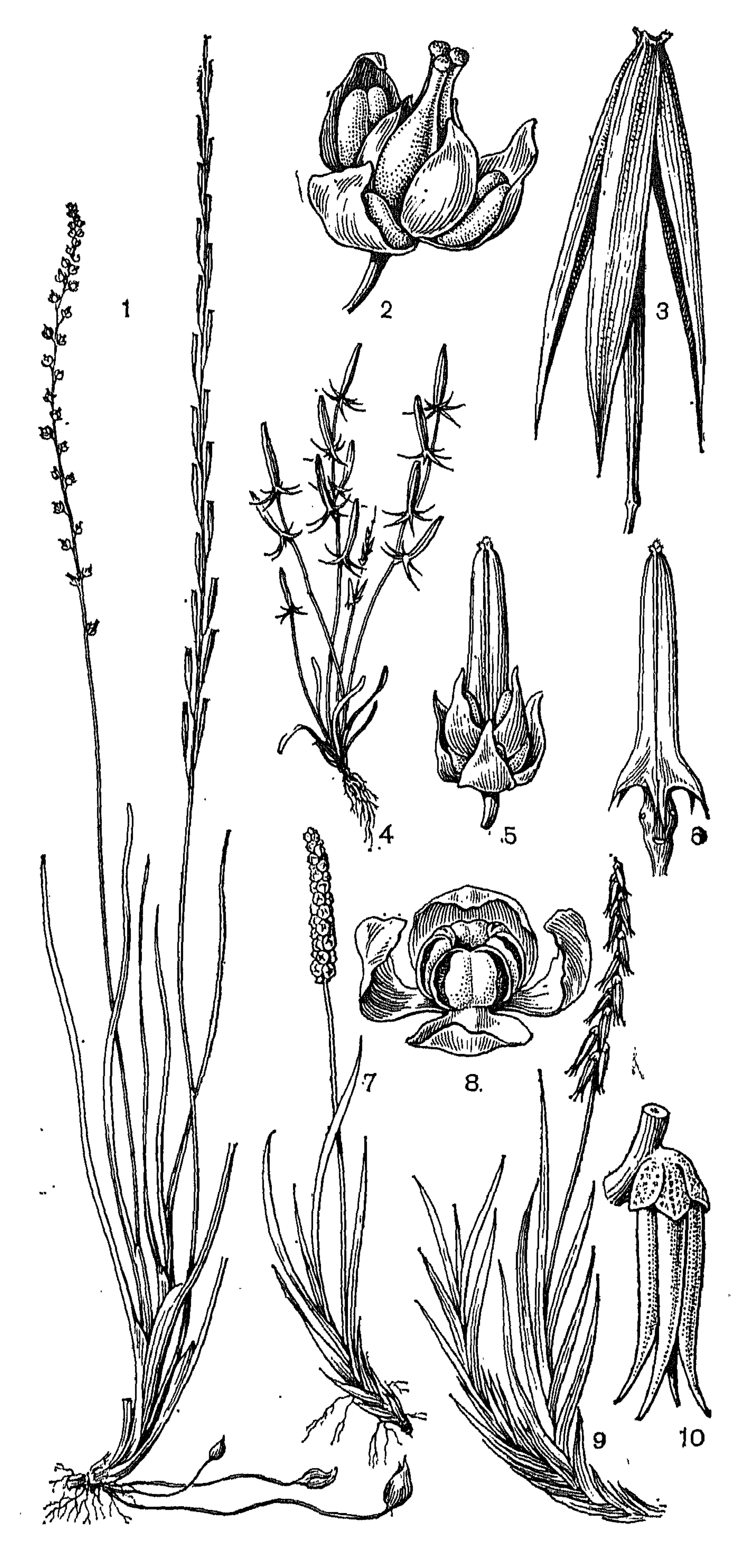


Рис. 12. Ситниковидные.

Триостренник болотный (Triglochin palustre): *1* — общий вид; *2* — цветок; *3* — зрелый плод. Триостренник капканный (T. calcitrapa): *4* — общий вид; *5* — цветок; *6* — незрелый плод. Тетронциум магелланский (Tetroncium magellanicum): *7* — цветущий побег мужского растения; *8* — мужской цветок; *9* — цветущий побег женского растения; *10* — женский цветок.

рых соответствует числу фертильных плодолистиков. У триостренника морского плод распадается на 6 частей, а у других видов этого рода плод, начиная снизу, распадается на 3 части, которые некоторое время остаются соединенными с центральным столбиком плода, образованным тремя стерильными плодолистиками. У наиболее широко распространенного вида *триостренника болотного* (Triglochin palustre, рис. 12, *3*) 3 части зрелого плода заканчиваются внизу длинным острием—отсюда как русское, так и латинское название этого рода. У лилеи плод состоит только из одной односемянной части. Семена всех ситниковидных лишены эндосперма и имеют прямой зародыш.

Все ситниковидные — влаголюбивые растения, обычно растущие на болотах и болотистых лугах, по берегам водоемов. Мелкие однолетние виды триостренника нередко обильно разрастаются на приречных отмелях и на месте пересохших водоемов. Уже маундия и лилея могут расти на дне мелководных водоемов, а австралийский *цикногетон высокий* (Cycnogeton procerus) — настоящее водное растение, обитающее в довольно глубоких водоемах, хотя его соцветия всегда возвышаются над водой. Высота его обычной водной формы может достигать 1 м и более; однако на месте пересохших водоемов встречается и наземная форма этого вида, значительно меньших размеров и с более узкими листьями. Многие виды триостренника, в том числе триостренник морской, галофильны и встречаются как на внутриконтинентальных солончаках, так и на засоленных местах морских побережий. К галофильным растениям принадлежит и лилея, часто растущая по берегам соленых озер.

Цветки ситниковидных опыляются с помощью ветра, причем самоопылению обычно препятствует протогиния, а у тетронциума — двудомность цветков. У видов триостренника отмечается смена не только женской и мужской фаз в развитии цветка, но и двух мужских фаз: в первой из них вскрываются тычинки наружного круга, а во второй — внутреннего круга. Несмотря на отсутствие нектарников, цветки триостренника посещают мелкие насекомые (вероятно, ради пыльцы), которые могут принимать участие в их опылении.

Основным способом распространения диаспор — односемянных частей плода — у ситниковидных является гидрохория. У всех видов семейства части плодов обладают хорошей плавучестью и способны переноситься потоками воды на большие расстояния. Однако у многих видов существенное значение имеет и экзозоохория. Части плодов триостренника морского и других видов этого рода могут переноситься с комочками почвы на ногах животных и человека. У некоторых видов есть специальные приспособления для такого распространения. Так, у триостренника болотного обращенные в сторону и вниз длиннозаостренные части плода запутываются в шерсти зверей и перьях птиц при соприкосновении с ними, а у триостренника капканного на каждой части плода есть еще шипообразный вырост (рис. 12, *6*).

Многолетним ситниковидным свойственно также вегетативное размножение с помощью корневищ и луковичек. У тетронциума ветви корневища теряют связь с материнским корневищем. Триостренник болотный осенью образует в пазухах нижних листьев тонкие горизонтальные подземные побеги до 10 (15) см длиной, несущие на верхушке луковицеобразную зимующую почку, состоящую из немногих видоизмененных листьев. Материнское растение за зиму обычно отмирает, а из ставших самостоятельными луковичек образуются новые особи. Близкий вид — *триостренник луковичный* (Triglochin bulbosum) также образует луковички, но не на длинных столонах, а у основания материнского растения.

Водный цикногетон высокий образует довольно крупные клубни, употребляемые в пищу местным населением. Триостренник морской — хорошее пастбищное кормовое растение; кроме того, его вегетативные побеги можно использовать в пищу в качестве салата, но только после ошпаривания кипятком, уничтожающим не очень приятный запах, свойственный всем видам триостренника.

СЕМЕЙСТВО РДЕСТОВЫЕ (POTAMOGETONACEAE)

К семейству рдестовых, включающему 2 рода, принадлежат многие обычные по всей территории СССР водные растения разнообразного облика с возвышающимися над поверхностью воды, реже плавающими колосовидными соцветиями. Содержащий около 100 видов род *рдест* (Potamogeton, рис. 13 и 14) распространен в пресных, реже солоноватых водоемах обоих полушарий, но преимущественно вне тропиков, а нередко присоединяемый к нему род *гренландия* (Groenlandia) представлен всего одним видом — *гренландией густолистной* (G. densa, рис. 13, *6—9*), известной лишь из относительно немногих местонахождений в Евразии и Северной Африке.

Рдестовые начинают свое развитие, закрепляясь на дне водоемов с помощью более или менее длинных симподиальных корневищ, от узлов которых отходят простые, реже разветвленные корни с длинными корневыми волосками. Обычно они остаются прикрепленными к грунту, но отдельные побеги и части побегов могут отделяться от родительской особи и сво-

бодно плавать в воде, продолжая свое развитие. Рдестовые — многолетние растения. В оптимальных условиях, например в тропиках и субтропиках, они вегетируют в течение всего года, а во внетропических областях, где водоемы нередко замерзают и даже промерзают до дна, они перезимовывают с помощью корневищ и нижних частей побегов или за счет образующихся в пазухах листьев и на верхушках стеблей зимующих почек — сильно укороченных вегетативных побегов с тесно сближенными мелкими листьями и нередко утолщенной осью.

В отличие от преимущественно тропического семейства апоногетоновых, представители которого внешне похожи на рдестовых, последние всегда имеют удлиненные, часто сильно разветвленные стебли с расставленными, а не сближенными в прикорневую розетку листьями. У рдестов почти все листья расположены очередно за исключением двух почти супротивных листьев в местах отхождения соцветий, а у гренландии все листья попарно (иногда по 3) сближены, располагаясь почти супротивно. Стебли рдестовых обычно цилиндрические, однако у *рдеста сплюснутого* (Potamogeton compressus) и родственных ему видов они сильно сплюснутые с боков и лентовидно расширенные, почти не отличающиеся по ширине от его линейных листьев.

По строению расположенных у основания листьев прилистниковидных придатков, обычно принимаемых за прилистники, все рдестовые можно разделить на три очень неодинаковые по объему группы. К первой принадлежит значительное большинство рдестов, составляющих подрод *рдест* (Potamogeton); у них прилистники срастаются друг с другом, образуя охватывающий стебель футляр, расположенный в пазухе листа и расщепленный с противоположной ему стороны. У видов этой группы листья не имеют влагалищ. Вторую группу образуют относительно немногочисленные виды рдестов из подрода *колеогетон* (Coleogeton), в том числе широко распространенный в СССР *рдест гребенчатый* (Potamogeton pectinatus). У этих видов прилистники почти по всей своей длине прирастают к нижней части листьев, образуя довольно длинные трубкообразные влагалища, которые могут быть расщепленными со стороны, противоположной листу (у рдеста гребенчатого), или замкнутыми (у *рдеста нитевидного* — P. filiformis). Существуют немногие переходные между обеими группами виды с короткими влагалищами листьев, к ним принадлежат дальневосточный *рдест Маака* (P. maackianus) и североамериканский *рдест Роббинса* (P. robbinsii), у которого верхние свободные части прилистников выступают над основанием листовой пластинки в виде двух длинных и острых зубцов. К третьей группе принадлежит только род гренландия, у представителей которого два почти свободных прилистника имеют лишь листья, расположенные у выхода ножек соцветия, а остальные листья вообще лишены прилистников. Кроме прилистников, в пазухах листьев большинства рдестов расположены еще очень мелкие внутривлагалищные чешуйки с выделяющими слизь железками.

Форма листьев у рдестовых очень изменчива. У большинства видов сидячие листья, от узколинейных, почти нитевидных (у *рдеста волосовидного* — P. trichoides, или рдеста нитевидного) до широкоэллиптических (у *рдеста блестящего* — P. lucens, рис. 13, *1*) или широкояйцевидных со стеблеобъемлющим основанием (у *рдеста пронзеннолистного* — P. perfoliatus, рис. 13, *3*). Длинные черешки имеются у листьев с плавающими на поверхности воды эллиптическими или ланцетными пластинками. Наиболее широко распространенный вид с такими листьями — *рдест плавающий* (P. natans, рис. 14, *1*), у которого многочисленные плавающие листья и относительно немногие подводные листья с очень узкими, иногда почти полностью редуцированными пластинками. Более широкие подводные листья при также всегда имеющихся плавающих листьях у близкого вида *рдеста узловатого* (P. nodosus); у *рдеста злаковидного* (P. gramineus, рис. 14, *7*) листья уже преимущественно подводные, ланцетные, с очень короткими черешками, а плавающие листья с эллиптическими пластинками и длинными черешками часто вообще отсутствуют. У *рдеста альпийского* (P. alpinus, рис. 14, *9*) плавающие короткочерешковые листья уже мало отличаются от подводных и также могут отсутствовать. Многие рдестовые имеют цельнокрайние листья, но не так уж редки и виды с зубчатыми по краю листьями, а у широко распространенного в СССР *рдеста курчавого* (P. crispus) листья по краю обычно курчавоволнистые. Жилкование листьев у рдестовых дуговидное или параллельное, причем у узколистных видов с линейными пластинками количество жилок имеет большое систематическое значение.

Колосовидные соцветия рдестовых расположены на безлистных ножках, выходящих из верхушек побегов или из пазухи одного из двух почти супротивно сближенных листьев. У значительного большинства видов соцветия во время цветения возвышаются над поверхностью воды, поддерживаемые или розеткой плавающих листьев, или утолщенными за счет воздухоносной ткани ножками. При плодах соцветия обычно вновь погружаются в воду, а у рдестов из подрода колеогетон соцветия, часто имеющие

очень расставленные мутовки цветков, и во время цветения лежат на поверхности воды. У гренландии соцветия образованы лишь немногими, часто только двумя цветками (рис. 13, 7), в отличие от обычно многоцветковых соцветий рдестов.

Цветки всех рдестовых очень сходны по строению. Они не имеют прицветников, всегда обоеполые, актиноморфные и четырехмерные. Их интересной особенностью является необычное расположение тычинок: сидячие или почти сидячие пыльники прикреплены здесь к ноготкам сегментов околоцветника, составляя с ними одно целое и располагаясь непосредственно над ними (рис. 13 и 14). Прежде многие авторы принимали сегменты околоцветника в цветке рдестов за выросты сильно разросшихся связников пыльников, однако в настоящее время эта точка зрения оставлена, так как было доказано, что тычинки и сегменты околоцветника закладываются разными зачатками и срастаются лишь в ходе дальнейшего развития. Пыльцевые зерна шаровидной формы. Гинецей состоит из 4, редко 2—5 свободных плодолистиков, обычно чередующихся с тычинками. Лишь у рдеста волосовидного в цветке развит только 1 плодолистик, а 3 остальных редуцированы. Каждый развитый плодолистик имеет 1 семязачаток и оттянут на верхушке в более или менее длинный носик, на котором, обычно вдоль его вентральной борозды, располагается покрытое сосочками рыльце. Плод состоит из 1—4 костянковидных, реже (у гренландии) орешковидных односемянных частей — плодиков, детали строения которых имеют большое систематическое значение. У некоторых видов, например у дальневосточного *рдеста гребнеплодного* (P. cristatus), плоды имеют шипообразные выросты вдоль киля.

Все рдестовые — пресноводные растения, и лишь немногие из них (например, рдест гребенчатый) способны развиваться в приморских лагунах и солоноватых озерах. Некоторые широко распространенные виды могут расти на разных глубинах как в стоячих, так и в быстротекущих водоемах; другие более требовательны к условиям обитания. Так, относительно редко встречающийся в СССР *рдест длиннейший* (P. praelongus), как правило, растет в довольно больших и глубоких озерах. Рдест узловатый обычен для рек с относительно большой скоростью течения, а гренландия густая — для ручьев и речек с довольно быстрым течением и чистой водой. При пересыхании водоемов многие виды рдестов погибают, но рдесты злаковидный и альпийский могут некоторое время существовать на бывшем дне водоема, образуя своеобразную карликовую наземную форму. Рдест злаковидный очень часто цветет и плодоносит,



Рис. 13. Рдестовые.

Рдест блестящий (Potamogeton lucens): *1* — общий вид; *2* — плодик. Рдест пронзеннолистный (P. perfoliatus): *3* — общий вид; *4* — цветок; *5* — плодик. Гренландия густолистная (Groenlandia densa): *6* — общий вид плодоносящего побега; *7* — соцветие из двух цветков; *8* — цветок; *9* — плодик.

не образуя плавающих листьев, причем наличие или отсутствие плавающих листьев у него далеко не всегда определяется глубиной водоема. За счет образования отчленяющихся боковых побегов и зимующих почек рдесты способны быстро размножаться, нередко полностью заполняя небольшие водоемы. Это особенно относится к таким наиболее обычным в СССР рдестам, как плавающий, пронзеннолистный, гребенчатый, *рдест Берхтольда* (P. berchtoldii), злаковидный, блестящий и др. Некоторые виды рдестов поднимаются в горы до 3000 м и выше.

Опыление цветков у большинства рдестов осуществляется с помощью ветра. В безветренные дни часть пыльцы из вскрывшихся пыльников может высыпаться на вогнутую поверхность сегментов околоцветника и позднее разноситься ветром уже отсюда. Обычно рдесты растут большими колониями, что существенно облегчает опыление. У большинства видов самоопылению препятствует более или менее выраженная протогиния — более раннее созревание плодолистиков, причем у некоторых видов, например у рдеста курчавого, две фазы цветения: женская и мужская отчетливо отделены друг от друга по времени. Имеются наблюдения, что цветки некоторых рдестов, находясь под водой, способны самоопыляться клейстогамно. У видов подрода колеогетон, по-видимому, и у некоторых других опыление постоянно происходит на поверхности воды, куда высыпается пыльца. Длинные и гибкие соцветия рдестов гребенчатого и нитевидного никогда не возвышаются над водой, а плавают на ее поверхности, где и опыляются. Опылителями рдестов могут быть также улитки и некоторые насекомые, поедающие пыльцу. Виды рдестов, опыляющихся на поверхности воды, имеют более длинные сосочки на рыльцах, чем анемофильные виды.

Плодики большинства рдестовых плавают очень короткое время или даже совсем не могут плавать. Лишь у рдеста плавающего и близких к нему видов плодики долго не тонут и могут распространяться водой на большие расстояния. Важную роль в распространении плодиков рдестов играют также рыбы и водоплавающие птицы, поедающие их ради мясистого околоплодника. Орешкообразные плодики гренландии, по-видимому, хорошо плавают и распространяются только при помощи водных потоков.

Отметим, что среди рдестов немало плохо плодоносящих или даже совсем не плодоносящих видов. Некоторые, например рдест узловатый, не плодоносят в северной части своего ареала. Поэтому вегетативные способы размножения рдестов, о которых уже говорилось выше, играют не меньшую, а, наверное, даже



Рис. 14. Рдестовые.

Р д е с т п л а в а ю щ и й (Potamogeton natans): *1* — общий вид; *2* — соцветие; *3* — соцветие при плодах; *4* — цветок; *5* — листочек околоцветника с противолежащей ему тычинкой; *6* — плодик. Р д е с т з л а к о в и д н ы й (P. gramineus): *7* — общий вид побега с плавающими листьями и соцветием; *8* — побег без плавающих листьев. Р д е с т а л ь п и й с к и й (P. alpinus): *9* — общий вид; *10* — плодик.



Рис. 15. Виды руппии (Ruppia).

Руппия усиконосная (R. cirrhosa): *1* — общий вид; *2* — соцветие с двумя цветками в мужской фазе цветения; *3* — оно же в женской фазе цветения. Руппия морская (R. maritima): *4* — общий вид; *5* — плодик.

большую роль, чем размножение с помощью репродуктивных органов.

Рдестовые имеют некоторое значение в рыбном хозяйстве, так как в их зарослях рыбы мечут икру и мальки находят себе защиту. Однако большие заросли рдестов во многих случаях препятствуют движению мелких судов и лодок. При очистке водоемов рдестовые можно использовать как ценное удобрение для полей. Богатые крахмалом клубенькообразные утолщения корневищ рдеста гребенчатого и некоторых других видов можно употреблять в пищу.

СЕМЕЙСТВО РУППИЕВЫЕ (RUPPIACEAE)

К семейству руппиевых принадлежит всего один род *руппия* (Ruppia, рис. 15), 8—10 видов которого широко распространены во внетропических областях обоих полушарий, а отчасти также в горных районах тропиков. Руппии — обычно растущие большими колониями водные растения, напоминающие по облику узколистные рдесты (Potamogeton). Однако, в отличие от последних, они обитают только в солоноватых водоемах разной степени солености. Там, где такие водоемы отсутствуют (например, в большей части таежной зоны Евразии, исключая морское побережье), там нет и руппий. Встречаются они и высоко в горах (например, в Андах на высоте до 4000 м над уровнем моря), если там есть соленые озера.

Руппии — многолетние растения, полностью или почти полностью погруженные в воду, с довольно длинными и тонкими ползучими корневищами, от узлов которых отходят неразветвленные корни с очень длинными корневыми волосками. Однако некоторые виды руппии могут расти, цвести и плодоносить также в свободно плавающем состоянии, при соприкосновении с дном водоемов вновь укрепляясь на нем с помощью придаточных корней.

Листья руппии узколинейные, иногда нитевидные, сидячие, обычно лишь с одной слабо заметной жилкой. Приросшие к их нижней части прилистники образуют охватывающее стебель, но незамкнутое влагалище. На стеблях листья обычно располагаются очередно, и только на верхушке имеются одна или две пары супротивных или почти супротивных листьев с немного более вздутыми влагалищами.

Соцветие сначала заключено в расширенное влагалище одного из двух верхних листьев побега. Затем ножка соцветия быстро удлиняется, причем у некоторых видов, например у *руппии усиконосной* (R. cirrhosa), она достигает очень большой длины и скручивается в виде спирали (рис. 15, *1*). Каждое соцветие состоит из 2 сближенных обоеполых цветков, не имеющих прицветников и околоцветника, если не считать двух очень мелких чешуевидных выростов, расположенных у основания тычинок и часто принимаемых за рудименты околоцветника. У руппии очень хорошо выражена протандрия, препятствующая самоопылению, и цветки каждого соцветия проходят как бы две фазы развития: сначала мужскую, потом женскую. В мужской фазе цветок имеет 2 супротивных, почти сидячих пыльника, каждый с 2 крупными почковидными гнездами, разделенными довольно широким связником. Расположенный между пыльниками гинецей из 2—10 свободных плодолистиков в это время еще недоразвит. После вскрытия и освобождения от пыльцы пыльники опадают, но разрастаются и становятся способными к восприятию пыльцы плодолистики с расположенными в верхней части их вентральной (брюшной) стороны сидячими щитовидными рыльцами. Кроме того, во время женской фазы цветения быстро начинают удлиняться основания плодолистиков. В результате этого плодолистики каждого цветка оказываются расположенными на длинных и тонких ножках, выходящих из одного места и производящих впечатление лучей зонтиковидного соцветия. Наблюдая такие «зонтики» при плодах (рис. 15, *1*), трудно поверить в то, что каждый отдельный плодик формируется не из целого цветка, а лишь из его части. Невскрывающиеся одно-

семянные плодики руппии обычно имеют обратногрушевидную форму, но более или менее асимметричны. Они принадлежат к числу костянкообразных плодов, так как наружная оболочка у них мясистая и богатая крахмалом, а внутренняя очень твердая.

Отдельные виды руппии заметно отличаются по своей экологии. Наименее галофильный из них — *руппия коротконожковая* (R. brachypus) растет в дельтах рек и приморских лагунах с очень слабой соленостью воды. К водоемам с бо́льшим содержанием солей приурочена широко распространенная *руппия морская* (R. maritima). Она отсутствует, например, в опресненной Невой части Финского залива (Ленинградская область), но встречается в изобилии в водоемах, образованных солеными источниками, близ курорта Старая Русса (Новгородская область). На юге СССР эта руппия — обычное растение соленых озер, хотя в горько-соленых озерах ее замещает более редкая *руппия трапанинская* (R. drepanensis). В морских заливах и приморских лагунах с еще более соленой водой встречаются виды с очень длинными, спирально согнутыми ножками соцветий: широко распространенная руппия усиконосная и северотихоокеанская *руппия западная* (R. occidentalis). Кроме того, эти виды имеют более толстые корневища и могут обитать на больших глубинах.

Хотя для руппии отмечалась возможность опыления ветром ее цветков в случаях, когда они возвышаются над поверхностью воды, в настоящее время для всех видов этого рода установлена гидрофилия. Попадая в воду после вскрытия пыльников, эллипсоидальные и немного согнутые, часто почти почковидные пыльцевые зерна свободно плавают в воде, постепенно поднимаясь к ее поверхности, и приходят в соприкосновение с рыльцами цветков, находящихся в женской фазе. Если у менее галофильной руппии морской опыление обычно осуществляется в воде и лишь отчасти на ее поверхности, то у руппии усиконосной и других видов, обитающих в более соленой (и потому более тяжелой) воде, пыльцевые зерна быстро поднимаются на ее поверхность, где в основном и происходит опыление. Расположению соцветий этих видов руппии во время женской фазы цветков на поверхности воды помогают длинные ножки соцветий, спиральные изгибы которых позволяют реагировать на изменения глубины водоемов во время приливов и отливов или во время волнения моря. Кроме того, эти спиралеобразные ножки могут вращать соцветия на поверхности воды, вследствие чего увеличивается возможность контакта их с плавающей пыльцой.

Плодики руппии, вероятно, распространяют рыбы и птицы, использующие в пищу их мясистую оболочку, в то время как твердая косточка проходит через пищевод животных без повреждений (эндозоохория). Руппия легко размножается также вегетативно, с помощью частей корневищ и плавающих побегов, способных укореняться. Зрелые плодики обычно долго сохраняются на материнских побегах и могут вместе с ними перемещаться ветром и морскими течениями на большие расстояния.

СЕМЕЙСТВО ДЗАННИКЕЛЛИЕВЫЕ (ZANNICHELLIACEAE)

Дзанникеллиевые — относительно небольшое семейство, содержащее всего 4 рода и около 15 видов высокоспециализированных водных растений. Его представители широко, но спорадично распространены в пресных и солоноватых водоемах обоих полушарий, исключая Арктику и значительную часть таежной Евразии и Северной Америки. Почти по всему ареалу семейства (за исключением Австралии), в том числе и на территории СССР, распространен его наиболее крупный род — *дзанникеллия* (Zannichellia, рис. 16) с 9—10 видами. Род *лепилена* (Lepilaena) с 4 видами встречается только в Австралии и Новой Зеландии, а монотипный род *псевдальтения* (Pseudalthenia) — в Южной Африке. Ареал другого монотипного рода — *альтении* (Althenia) — еще недавно считался ограниченным Западным Средиземноморьем. Лишь в 1975 г. неожиданно выяснилось, что единственный вид этого рода — *альтения нитевидная* (A. filiformis, рис. 16, *5*) — не только встречается в СССР, но и имеет здесь значительную часть своего ареала: от Ростовской области (Манычские озера) до предгорий Алтая. Одновременно этот вид был обнаружен также в Турции.

Такое «расширение» ареала альтении в самое последнее время объясняется невзрачным обликом этого растения, как, впрочем, и всех других дзанникеллиевых. Даже опытные коллекторы нередко принимают их за проростки или вегетативные побеги других водных растений, чаще всего узколистных видов рдеста (Potamogeton).

Дзанникеллиевые — полностью погруженные в воду растения и обычно прикреплены ко дну водоемов с помощью тонких ползучих корневищ, но могут продолжать свое развитие и в свободно плавающем состоянии. Большинство видов — многолетники с длительно существующими или распадающимися на зиму стеблями. Однако в пересыхающих водоемах они могут вести себя как однолетники, образуя большое количество плодов. Капский эндемик *псевдальтения Ашерсона* (Pseudalthenia aschersonia-



Рис. 16. Дзанникеллиевые.

Дзанникеллия болотная (Zannichellia palustris): *1* — общий вид; *2* — часть растения с мужским и женским цветками; *3* — плодолистик с воронковидным рыльцем; *4* — плод. Альтения нитевидная (Althenia filiformis): *5* — общий вид; *6* — плодик.

na) обитает только в пересыхающих водоемах и ежегодно отмирает, являясь уже настоящим однолетником. Корневища дзанникеллии почти не отличаются по внешнему виду от часто также стелющихся по дну стеблей, но у представителей других родов они более обособлены и имеют в узлах опадающие чешуевидные листья.

Нередко сильно разветвленные, тонкие и гибкие стебли дзанникеллиевых несут узколинейные, часто нитевидные сидячие листья с одной не всегда заметной жилкой. Они могут располагаться очередно, супротивно или в ложных мутовках по 3, а на верхушках побегов иногда сближаются пучками. У дзанникеллии листья у основания имеют свободные, охватывающие стебель прилистники, у других родов прилистники срастаются с нижней частью листьев, образуя влагалища. У альтении влагалища в значительной части перепончатые и заканчивающиеся на верхушке язычкоподобным выростом.

Как и у многих других высокоспециализированных водных растений, у дзанникеллиевых всегда однополые цветки сильно редуцированы. Цветки дзанникеллии (рис. 16) расположены в узлах стебля обычно по 2, но принадлежат к разным полам. Мужские цветки представлены всего одной, эфемерно существующей тычинкой с быстро удлиняющейся во время цветения нитью и пыльниками с (2) 4 (8) гнездами и выступающим над гнездами острым выростом связника — надсвязником. Расположенный рядом женский цветок состоит из (1)2—5(9) свободных плодолистиков, окруженных чашевидным или трубчатым покрывалом, которое обычно принимается за сросшиеся друг с другом листочки околоцветника. Казалось бы, расположенные рядом мужской и женский цветки можно принять за один обоеполый цветок, однако эти цветки заканчивают собой самостоятельные, хотя и сильно укороченные побеги: мужской цветок — пазушный боковой побег, а женский цветок — продолжение главного побега над узлом. В этом же узле симподиально образуется вегетативный побег, являющийся продолжением стебля. Каждый плодолистик содержит один ортотропный семязачаток и имеет на верхушке более или менее длинный столбик, заканчивающийся крупным воронковидным рыльцем.

К дзанникеллии близка по строению цветков псевдальтения, у которой, однако, мужские цветки всегда имеют пыльники с 8 гнездами, а женские цветки состоят только из одного плодолистика, окруженного покрывалообразным околоцветником. У двух остальных родов — альтении (рис. 16, *5*) и лепилены — цветки образуются на верхушках облиственных побегов. При этом мужские цветки имеют очень мелкий трехлопастный околоцветник, расположенный непосредственно под пыльником, а обычно трехплодолистиковый гинецей окружен околоцветником из 3 свободных сегментов, расположенных против плодолистиков. У альтении пыльники одногнездные, а рыльце в виде небольшой щитковидной воронки, на верхушке длинного и тонкого столбика. У лепилены пыльники обычно с 4—12 гнездами, а рыльце булавовидное. У очень обособленной новозеландской *лепилены двугнездной* (Lepilaena bilocularis) пыльники с 2 гнездами, а рыльце языковидное, по краю peристонадрезанное.

Плоды дзанникеллиевых состоят из нескольких, реже одного, односемянных невскрывающихся костянковидных плодиков, основание которых разрастается, образуя более или менее длинную, иногда равную по длине расширенной части плода ножку. У дзанникеллии плодики продольно килеватые, немного дуговидно согнутые; у других родов обычно прямые, эллипсоидальные.

Значительная редукция цветков у дзанникеллиевых допускает различные гипотезы, объясняющие их строение. Единственный пыльник мужского цветка дзанникеллии и лепилены нередко принимается за результат срастания 2 или 3 сидячих пыльников, а тычиночная нить — за ножку соцветия, в пользу чего свидетель-

ствует расположение околоцветника не у основания нити, а у основания пыльника у мужских цветков альтении и лепилены. Некоторые авторы принимают плодолистики женских цветков за отдельные цветки, а расположенные супротивно им листочки околоцветника — за прицветники.

Виды дзанникеллиевых приспособлены к водоемам с разной степенью солености. Широко распространенная *дзанникеллия болотная* (Zannichelia palustris) встречается в пресных или едва солоноватых водоемах, а более галофильная *дзанникеллия длинноножковая* (Z. pedunculata) — в приморских лагунах и соленых озерах. Альтения нитевидная встречается только в горько-соленых озерах. При этом даже в пределах одного и того же вида наблюдается интересная корреляция между галофильностью и строением плодиков: чем солонее вода в водоеме, тем длиннее ножки плодиков и их столбики. По-видимому, эта особенность связана с какими-то особенностями опыления в соленой воде.

Шаровидные или почти шаровидные пыльцевые зерна дзанникеллиевых тяжелее воды и после вскрытия пыльников медленно опускаются на дно. При этом некоторые из них попадают на воронковидные рыльца женских цветков. Дзанникеллиевые обычно растут большими колониями и образуют множество цветков, так что возможности опыления здесь довольно велики. Самоопылению у однодомных родов — дзанникеллии и псевдальтении в какой-то степени препятствует более раннее развитие мужских цветков, а у родов альтении и лепилены — двудомность: мужские и женские цветки развиваются на разных особях.

Плодики дзанникеллиевых обычно падают на дно, но могут переноситься водными потоками, а также по поверхности воды вместе с побегами материнского растения, на которых зрелые плоды остаются довольно долго. По-видимому, они могут также распространяться поедающими их животными — рыбами и водоплавающими птицами.

СЕМЕЙСТВО ЦИМОДОЦЕЕВЫЕ (CYMODOCEACEAE)

Семейство цимодоцеевых, состоящее из 5 родов и около 15 видов, близко к дзанникеллиевым и нередко объединяется с ними. Однако, в отличие от дзанникеллиевых, обитающих в пресных или слабо солоноватых водоемах, цимодоцеевые встречаются только в водах морей и океанов и, наряду с взморниковыми, посидониевыми и некоторыми родами семейства водокрасовых, принадлежат к так называемым «морским травам», напоминающим по облику скорее водоросли, чем цветковые растения. Цимодоцеевые существенно отличаются от дзанникеллиевых и в географическом распространении: если дзанникеллиевые в основном внетропическое семейство, то цимодоцеевые, напротив, распространены преимущественно в тропиках. В северном полушарии лишь *цимодоцея узловатая* (Cymodocea nodosa, рис. 17) встречается за пределами тропиков: вдоль побережий Средиземного моря — от Пиренейского полуострова до Малой Азии, а вдоль берегов Атлантического океана — от Марокко и Канарских островов до Юго-Западной Франции; в южном полушарии *амфиболис антарктический* (Amphibolis antarctica) заходит в Южную Австралию и Тасманию. Тропики Старого Света заметно богаче цимодоцеевыми, чем неотропики, где встречаются лишь немногие виды этого семейства.

Как и другие «морские травы», цимодоцеевые — полностью погруженные в воду многолетние растения с хорошо развитыми ползучими корневищами, закрепляющимися в грунте морского дна с помощью придаточных корней. Очередные линейные листья обычно сближены на верхушках отходящих от узлов корневища прямостоячих побегов. Наиболее оригинальный представитель семейства — *талассодендрон ресничатый* (Thalassodendron ciliatum), обитающий на коралловых рифах Индийского и Тихого океанов, имеет особенно прочные, более или менее деревянистые симподиальные корневища и пучки кожистых, двурядно расположенных листьев шириной около 1 см (рис. 17, *5*). У видов других родов корневища травянистые, а листья более узкие (до щетиновидных). Строение листьев, особенно их верхушки, имеет большое значение при разграничении видов этого семейства, так как цветки и плоды встречаются у них очень редко. Листья цимодоцеевых отчетливо разделены на пластинку и свободное (не сросшееся своими краями) влагалище, в пазухе которого имеются внутривлагалищные чешуйки. У основания пластинок обычно присутствуют поперечный перепончатый вырост — язычок — и два более или менее развитых ушка. Жилкование листьев параллельное, не всегда хорошо заметное.

Цветки цимодоцеевых отличаются от цветков близкого семейства дзанникеллиевых еще более высокой специализацией. Цимодоцеевые — растения двудомные, мужские и женские цветки которых располагаются на разных особях. В отличие от дзанникеллиевых, образующих большое количество плодов, цимодоцеевые размножаются преимущественно вегетативно — частями корневищ — и цветут крайне редко. Цветки образуются по одному или в числе нескольких на сильно укороченных боковых ве-



Рис. 17. Цимодоцеевые.

Цимодоцея узловатая (Cymodocea nodosa): *1* — общий вид плодоносящего растения; *2* — общий вид растения с мужским цветком; *3* — сросшиеся пыльники; *4* — пыльцевое зерно. Талассодендрон реснитчатый (Thalassodendron ciliatum): *5* — общий вид растения с женскими соцветиями.

точках, обычно окруженных листовыми влагалищами, реже (у талассодендрона) 4 листоподобными прицветниками. Мужские цветки состоят из 2, реже 3 (у некоторых видов *галодулы* — Halodule) более или менее срастающихся друг с другом (у галодулы на разной высоте) пыльников, расположенных на длинной нити (быть может, ножке сильно редуцированного соцветия). У цимодоцеи узловатой (рис. 17, *3*) 8-гнездные «двойные» пыльники достигают в длину около 15 мм, окрашены в красный цвет и расположены на нитях длиной 8—10 см. Сидячие или расположенные на очень короткой ножке в числе 1—2 женские цветки состоят из 2 плодолистиков, каждый из которых имеет 1 ортотропный семязачаток и заканчивается коротким столбиком, переходящим в очень длинные (до 10 см), цельные (у галодулы) или 2—4 раза вильчато разветвленные (у других родов) нитевидные рыльцевые ветви.

Плоды цимодоцеевых костянковидные, невскрывающиеся, образованные 1 плодолистиком или 2 сросшимися плодолистиками, но всегда односемянные. У талассодендрона они окружены мясистым внутренним прицветником, который, вероятно, служит пищей для рыб, способствующих таким образом распространению плодов.

Цимодоцеевые обычно образуют большие колонии, нередко вместе с другими «морскими травами», большей частью на песчаном или каменистом дне морских заливов и бухт на глубинах до 3 м и более. Талассодендрон дальше всех других «морских трав» отходит от побережья, заселяя поднимающиеся со дна коралловые рифы.

Биология большинства цимодоцеевых изучена еще недостаточно, так как они редко цветут. У цимодоцеи узловатой цветки образуются в слое ила или песка, из которого обычно выступают лишь расположенные на длинных нитях пыльники мужских цветков и длинные нитевидные рыльцевые ветви женских. Подобно взморниковым и посидониевым, у цимодоцеевых нитевидные пыльцевые зерна, больше похожие на пыльцевые трубочки, чем на «зерна». Плавающие в воде после вскрывания пыльников нитевидные пыльцевые зерна имеют значительно больше шансов зацепиться за рыльцевые ветви, чем пыльцевые зерна другой формы. У талассодендрона, а еще чаще у амфиболиса антарктического отмечается вивипария: женские цветки видоизменяются в молодые растения, позднее отделяющиеся от материнского побега.

У цимодоцеи узловатой зрелый плод довольно крупных размеров (длиной 8—12 мм и шириной 5—7 мм), обычно долго остается на материнском растении, погружаясь в песок и

прорастая после разрушения его оболочек. Однако как плоды, так и проростки могут распространяться по воде на большие расстояния во время бурь и штормов. У талассодендрона и амфиболиса проростки вместе с оболочкой плода долго плавают в воде и могут закрепляться на мелководных морских участках, причем плоды амфиболиса имеют специальный гребневидный вырост, способствующий такому закреплению.

Колонии цимодоцеевых служат убежищем и местом икрометания для многих видов рыб, а выброшенные на берег листья и отдельные побеги могут использоваться как хорошее удобрение для полей.

СЕМЕЙСТВО ВЗМОРНИКОВЫЕ (ZOSTERACEAE)

Небольшое семейство взморниковых (Zosteraceae), представителей которого часто называют «морской травой», принадлежит к очень интересной в биологическом отношении группе цветковых растений, приспособившихся к обитанию в соленой воде морей и океанов. Очень длинные линейные листья взморниковых, полностью погруженные в воду, нетрудно принять за морские водоросли, а их невзрачные цветки, как и плоды, редко удается видеть.

Почти все взморниковые имеют длинные горизонтальные корневища, закрепленные в морском дне с помощью довольно толстых неразветвленных корней и несущие укороченные вегетативные побеги с линейными листьями шириной 0,3—15 мм и длиной до 1,5 м. Корневища обычно моноподиальные, неодревесневающие, за исключением *взморника тасманского* (Zostera tasmanica), имеющего симподиальные одревесневающие корневища и на этом основании выделенного в последнее время в особый род *гетерозостера* (Heterozostera). Репродуктивные побеги, у многих взморниковых образующиеся не каждый год, могут быть довольно длинными и разветвленными, с несколькими, иногда многочисленными початковидными соцветиями, называемыми веером или опахалом. У большинства видов рода *филлоспадикс* (Phyllospadix, рис. 18, *9—12*) репродуктивные побеги очень короткие, боковые по отношению к вегетативным побегам и несущие только один веер. Каждый веер состоит из сильно сплюснутой и немного утолщенной оси, на одной стороне которой у однодомного *взморника* (Zostera, рис. 18, *2*) располагаются, чередуясь, мужские и женские цветки, а у двудомного филлоспадикса — только мужские или только женские цветки. У филлоспадикса такие веера выступают из влагалищ кроющих листьев — покрывал и несут по бокам довольно крупные зеленые листочки,

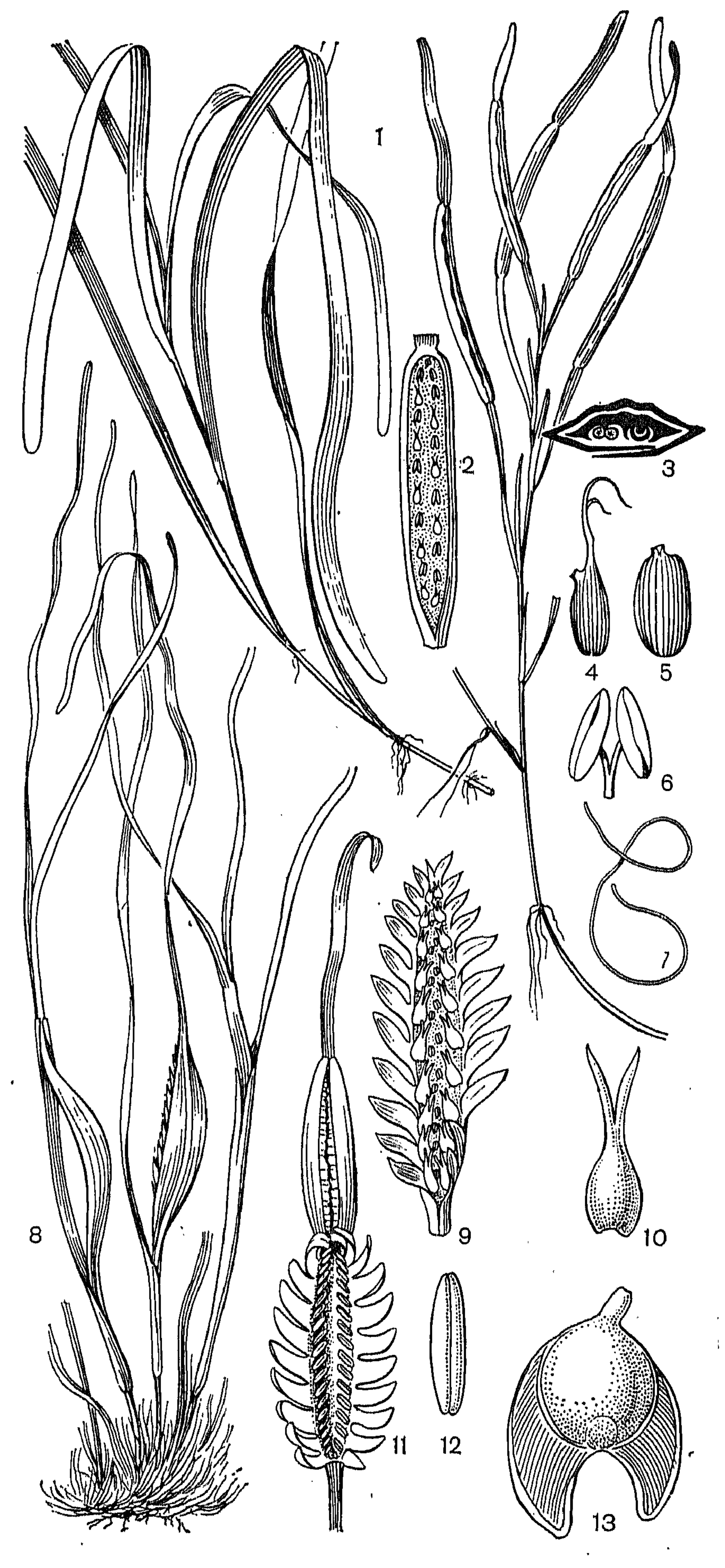


Рис. 18. Взморниковые.

Взморник морской (Zostera marina): *1* — общий вид; *2* — соцветие с мужскими и женскими цветками; *3* — оно же на поперечном разрезе (видны сильно сплюснутая ось соцветия, заключенная в листовое влагалище, мужской и женский цветки); *4* — плод; *5* — семя; *6* — мужской цветок; *7* — пыльцевое зерно. Филлоспадикс Скулера (Phyllospadix scouleri): *8* — общий вид; *9* — соцветие с женскими цветками и рудиментами мужских цветков; *10* — женский цветок; *11* — соцветие с мужскими цветками; *12* — мужской цветок; *13* — плод.

называемые ретинакулами. У видов взморника каждый веер заключен во влагалища своего покрывала, причем у видов подрода *зостерелла* (Zosterella) влагалища открытые и соцветия имеют очень мелкие перепончатые ретинакулы, располагающиеся возле мужских цветков, а у видов подрода *зостера* (Zostera) влагалища замкнутые (но позднее расщепляющиеся) и соцветия лишены ретинакул. Цветки взморниковых сильно упрощены: мужской состоит из одного сидячего пыльника с гребневидным связником, а женский представлен, по-видимому, двуплодолистиковым гинецеем, состоящим из 1-гнездной завязи с 1 висячим ортотропным семязачатком и короткого столбика с 2 рыльцами. Происхождение ретинакул не вполне ясно: их принимают или за рудимент околоцветника, или за прицветники, или за выросты оси соцветий.

Пыльцевые зерна лишены экзины и имеют своеобразную нитевидную форму. Плод у видов взморника эллипсоидальный или яйцевидный, с перепончатым околоплодником, у видов филлоспадикса — серповидный или стреловидный с околоплодником, дифференцированным на мягкий экзокарпий и жесткий эндокарпий. После разрушения экзокарпия эндокарпий плода филлоспадикса образует с внутренней стороны боковых выростов как бы щеточки из волокон, которые играют существенную роль в «заякоривании» плодов среди водорослей на камнях и скалах. Семена обоих родов имеют эллипсоидальную форму; эндосперм в них отсутствует.

Семейство взморниковых состоит из 3 родов с 23 видами. Из них наиболее крупный род — взморник с 15 видами делится на 2 очень обособленных подрода: зостера, широко распространенный во внетропической части северного полушария, лишь немного заходящий в Арктику, и зостерелла, распространенный по морским побережьям обоих полушарий, но вне Арктики и преимущественно вне тропиков, хотя некоторые его виды заходят в тропические области Юго-Восточной Азии, Африки и Австралии. Монотипный род гетерозостера обитает главным образом в Австралии (включая Тасманию), но встречается также на небольшом участке южноамериканского побережья в пределах Чили. Ареал рода филлоспадикс (Phyllospadix) с 7 видами ограничен северной частью Тихоокеанского побережья Азии и Северной Америки.

Все виды взморниковых обычно растут большими колониями, преимущественно в морских заливах, образуя подводные луга. Между родами и подродами имеются существенные различия в экологии. Так, виды филлоспадикса обитают исключительно на подводных камнях и скалах, прикрепляясь к ним толстыми и прочными корнями. В связи с этим их листья также очень прочны за счет обилия механической ткани и, в отличие от листьев взморника, редко встречаются среди береговых выносов. Отмершие листья филлоспадикса оставляют на корневищах у основания побегов обильные волокна, по присутствию которых можно легко отличить виды этого рода от видов взморника.

Виды взморника из подрода зостерелла обитают преимущественно на илистых и песчаных мелководьях, часто в зоне морских отливов, в то время как большинство видов из подрода зостера, имеющих более широкие листья, растут на глубинах свыше 1 м на песчаном или песчано-галечниковом грунте. Самый глубоководный (растущий на глубинах от 3 до 10 м) *взморник азиатский* (Z. asiatica) имеет наиболее широкие (8—15 мм) листья, что, несомненно, является приспособлением к недостаточному освещению на таких глубинах.

У взморниковых значительно преобладает перекрестное опыление. В роде филлоспадикс оно обеспечивается двудомностью, а в роде взморник — протогинией. Пыльца переносится водой, причем нитевидная форма пыльцевых зерен, похожих скорее на пыльцевые трубочки, чем на обычную пыльцу, способствует более эффективному опылению. Такие пыльцевые зерна отличаются большей гибкостью и, плавая под водой, могут даже закручиваться вокруг выступающих из влагалищ кроющих листьев рылец. У видов с замкнутыми влагалищами кроющих листьев они перед цветением расщепляются. Обычно опыление происходит под водой, но для видов, растущих на мелководьях, отмечается также опыление на поверхности воды: плавающие пыльцевые зерна касаются хотя бы временно выступающих из воды рылец.

Плоды взморниковых также разносятся морскими течениями, причем диаспорами могут служить не только сами плоды, но и легко обламывающиеся у своего основания плодоносящие соцветия с сохранившимися на них плодами. В береговых выносах Японского моря, на советском Дальнем Востоке, нередко можно встретить множество таких соцветий. Очень эффективно и вегетативное размножение с помощью корневищ, вследствие чего взморниковые обычно растут большими группами. Вырванные во время штормов побеги с кусками корневищ могут разноситься на большие расстояния и вновь укореняться, давая начало новым клонам.

Сухие листья взморниковых издавна использовали для набивки матрацев, мягкой мебели и других предметов обихода, а также в качестве упаковочного материала. Выносимые в больших количествах на берег листья и побеги взморника можно использовать как ценное удобрение для полей (в свежем состоянии

или после сжигания). Имеются сведения об использовании плодов взморника в пищу (в качестве муки) одним из племен мексиканских индейцев.

СЕМЕЙСТВО ПОСИДОНИЕВЫЕ (POSIDONIACEAE)

Название единственного рода семейства посидониевых — *посидония* (Posidonia) — не случайно происходит от имени древнегреческого бога — повелителя морей Посейдона. Подобно взморниковым и цимодоцеевым, посидония принадлежит к «морским травам» — немногим цветковым растениям, обитающим в водах морей и океанов. Из трех видов посидонии один — *посидония океанская* (P. oceanica, рис. 19) — распространен вдоль побережья Средиземного моря и близлежащих частей Атлантического океана, 2 других, в том числе *посидония южная* (P. australis) — по берегам Тихого океана во внетропической Австралии и Тасмании.

Посидонии обычно растут большими колониями, образуя вместе с другими «морскими травами» своеобразные подводные луга в морских заливах и бухтах на глубинах до 30, а иногда даже до 50 м. Это полностью погруженные в воду многолетние растения с довольно толстым и прочным моноподиальным ползучим корневищем, от узлов которого отходят придаточные корни и короткие прямостоячие побеги, одетые у своего основания чехлом из волокон — остатков отмерших листьев. По наблюдениям в Южной Франции в колониях посидонии океанской развиваются вегетативные побеги двух типов: в центре колонии прямостоячие, а по ее периферии стелющиеся побеги, которые, образуя в узлах придаточные корни, становятся новыми корневищами. Стелющиеся побеги образуются и в местах изреживания колонии. Наличие побегов двух типов способствует быстрому вегетативному размножению посидонии, захвату ею все новых и новых участков дна.

Сближенные на верхушках прямостоячих и стелющихся побегов, двурядно расположенные очередные широколинейные листья посидонии достигают в длину 10—50 см и в ширину 7—10 мм.

Их длина определяется глубиной произрастания: чем глубже, тем они длиннее. Листья отчетливо разделены на пластинку с 11—17 параллельными жилками и свободное (не сросшееся краями) влагалище, образующее у основания пластинки очень короткие ушки и поперечный перепончатый вырост — язычок. В пазухах влагалищ имеются очень мелкие внутривлагалищные чешуйки.

Цветки посидонии собраны довольно густыми сложными колосьями, которые расположены на относительно коротких (обычно длиной 10—30 см) цветоносах, выходящих из верхушек укороченных ортотропных побегов или из пазух их листьев. Сложный колос обычно состоит из 2—4 колосков, расположенных в пазухах немного вздутых влагалищ сильно уменьшенных листьев. Колоски, в свою очередь, состоят из 2—3, реже 4 двурядно расположенных цветков, из которых 2 нижних всегда обоеполые, а 1—2 верхних — мужские. Околоцветник состоит из 3 быстро опадающих, иногда отсутствующих чешуек. В обоеполых цветках 3, реже 4 тычинки, представленные сидячими 4-гнездными пыльниками с сильно разросшимся связником, который у посидонии океанской имеет на верхушке хвостовидный придаток — надсвязник (рис. 19, *3*). Гинецей состоит из одного плодолистика с единственным семязачатком. Плодолистик на верхушке суживается и заканчивается немного лопастным диском, по краю которого располагаются довольно длинные рыльцевые сосочки. В мужских цветках 3 тычинки. Из плодолистика формируется костянковидный плод с мясистым околоплодником, напоминающий недозрелый плод маслины.

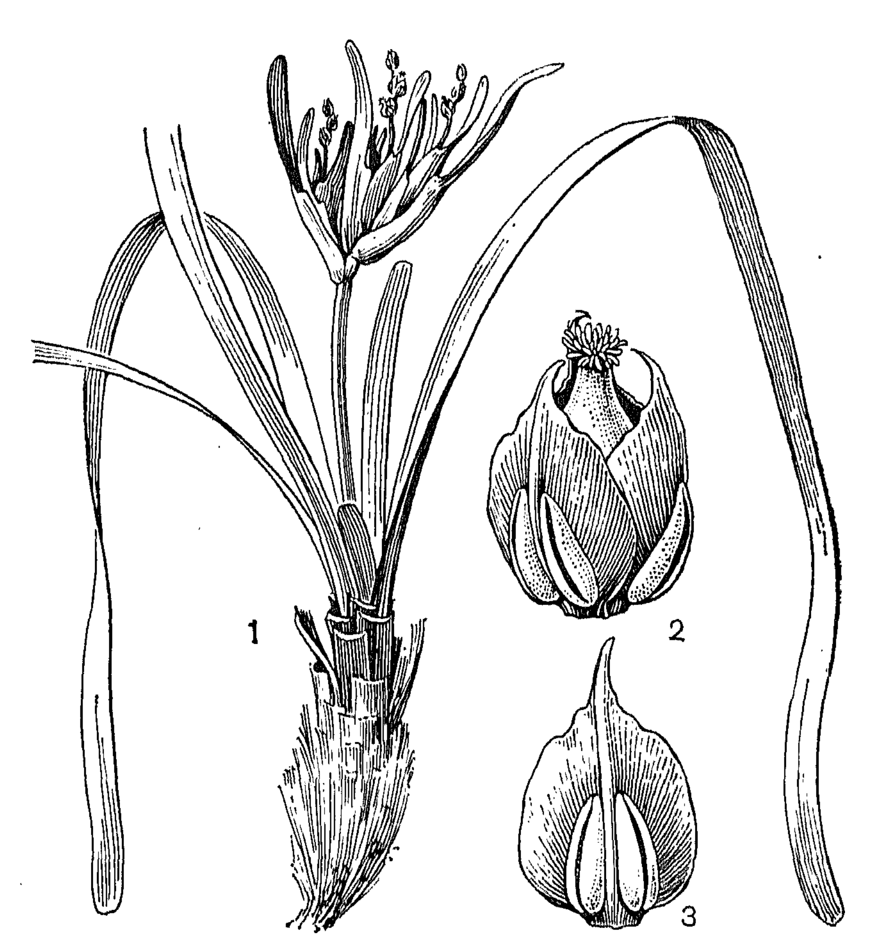


Рис. 19. Посидония океанская (Posidonia oceanica):
1 — общий вид; *2* — цветок; *3* — тычинка с нижней (наружной) стороны.

Опыление цветков происходит в воде. Подобно многим другим морским травам, посидонии имеют нитевидные пыльцевые зерна, что существенно облегчает возможность контакта их с рыльцами. Самоопылению, по-видимому, препятствует протандрия. Плоды посидонии довольно долго плавают в воде и лишь после

разрушения околоплодника падают на дно и прорастают. Вероятно, они распространяются также эндозоохорно, так как их мясистый околоплодник может служить пищей для рыб и водоплавающих птиц. Однако оба вида посидонии размножаются главным образом вегетативно: с помощью разносимых водой частей корневищ и отдельных побегов, которые способны легко укореняться. Цветущие экземпляры посидонии встречаются очень редко.

Листья и побеги посидонии, подобно листьям взморниковых, в большом количестве выбрасываются морем на берег. Их используют в качестве упаковочного материала, а в Северной Африке — для покрытия крыш. В Австралии из листьев посидонии южной получают волокно для изготовления грубых тканей.

СЕМЕЙСТВО НАЯДОВЫЕ (NAJADACEAE)

В древнегреческой мифологии наядами назывались нимфы, населяющие реки, ручьи и озера. Отсюда и происходит название единственного рода семейства наядовых — *наяда* (Najas, рис. 20). Около 50 видов наяд принадлежат к числу полностью погруженных в воду растений. Наяды широко распространены как в тропических, так и во внетропических областях обоих полушарий, но встречаются далеко не повсеместно, отсутствуя, например, в Арктике и значительной части таежной зоны Евразии, а также в некоторых пустынях и высокогорьях.

Из-за подводного образа жизни и невзрачного облика наяд даже опытные коллекторы нередко их не замечают. В отличие от водных растений родственных семейств — рдестовых, руппиевых и дзанникеллиевых — все наяды — однолетние растения, ежегодно образующие большое количество плодов и полностью отмирающие. Большинство видов имеет сильно разветвленные, но очень хрупкие стебли, легко разламывающиеся на отдельные части, которые плавают у поверхности воды, продолжая цветение и плодоношение. Из 8 наяд флоры СССР лишь у *наяды гибкой* (N. flexilis) гибкие стебли, похожие на стебли узколистных рдестов. Стебли представителей подрода собственно *наяд* (Najas) часто имеют рассеянные шипы, а у североафриканской *наяды Делилé* (N. delilei) они почти по всей длине (особенно в верхней части) густо покрыты шипами.

У всех наяд линейные, часто почти нитевидные, сидячие листья с одной не всегда заметной жилкой, обычно легко отличающиеся от листьев других водных растений относительной жесткостью и хрупкостью. Кроме того, у собственно наяд по краю листьев, а иногда и вдоль средней жилки расположены колючие зубцы. У видов другого подрода — *каулинии* (Caulinia), нередко выделяемого в самостоятельный род, значительно более узкие листья также имеют по краю зубцы, но обычно очень короткие и малозаметные. У некоторых видов этого подрода, например у наяды гибкой и *наяды злаковидной* (N. graminea), зубчики по краю листьев заметны лишь при увеличении. Чаще всего листья наяд располагаются на стебле ложными мутовками по 3, реже по 1—2. У них короткие, но хорошо развитые влагалища, обычно по верхнему краю зубчатые и нередко образующие тупые или острые ушки по бокам основания листовой пластинки. В пазухах влагалищ обычно расположены 2 очень мелкие внутривлагалищные чешуйки, вероятно предлистовой природы.

Как и у многих других полностью погруженных в воду растений, цветки наяд сильно упрощены. У всех наяд однополые цветки, причем цветки разных полов могут находиться на одном и том же растении (у видов подрода каулиния) или на разных (у собственно наяд). И мужские и женские цветки располагаются в узлах стебля по одному или по 2—4. Они кажутся сидячими, но в действительности заканчивают собою сильно редуцированные боковые веточки. Мужской цветок состоит из одного сидячего пыльника с 1 или 4, реже 2 гнездами, расположенного на очень короткой ножке и одетого трубчатым или бутылковидным, на верхушке как бы двугубым внутренним покрывалом. Это покрывало обычно принимают за околоцветник, хотя некоторые авторы считают, что оно образовано прицветниками. Женские цветки всех наяд не имеют такого околоцветника и состоят из одного почти сидячего плодолистика с одним базальным анатропным семязачатком. Верхняя, суженная часть плодолистика заканчивается 2, реже 3—4 рыльцевыми ветвями, что позволяет некоторым авторам принимать гинецей наяд за псевдомономерный, образованный более чем одним плодолистиком. У многих видов наяд есть еще одно, внешнее покрывало цветков обычно бутылковидной формы. У собственно наяд, например у *наяды большой* (N. major, рис. 20, *4*), такое покрывало имеется только при мужских цветках, а у женских оно отсутствует или прирастает к завязи. В подроде каулиния внешнее покрывало может вообще отсутствовать, а если имеется, то у цветков обоих полов, например у *наяды малой* (N. minor, рис. 20, *10*, *11*). Это покрывало считают гомологичным прицветнику или влагалищу обычного листа, что подтверждается наличием на его верхушке зубчиков, почти всегда имеющихся по краю верхушки листовых влагалищ.

Плоды наяд нераскрывающиеся, односемянные, с тонким, но мясистым околоплодником. Их форма варьирует от широкояйцевидной

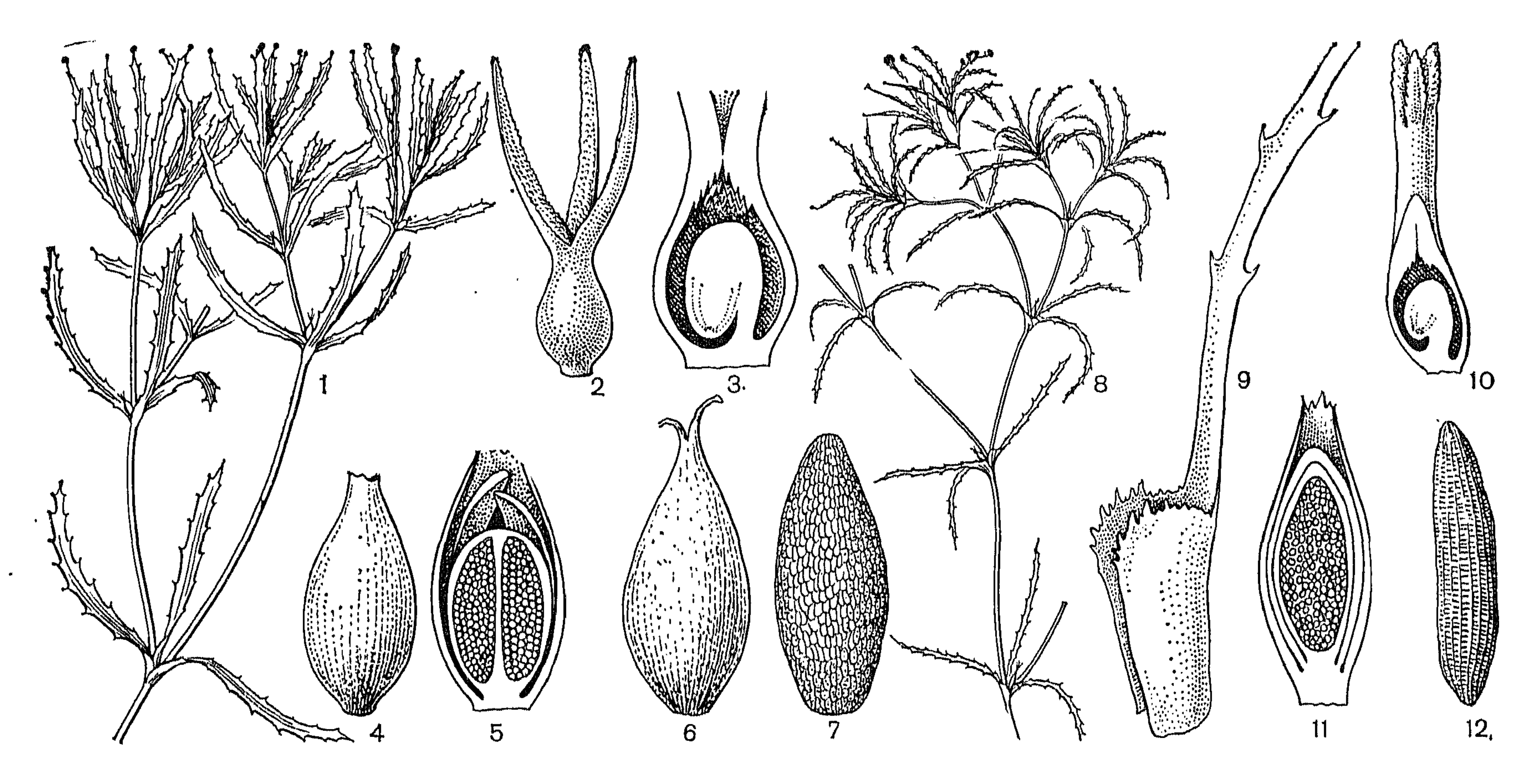


Рис. 20. Наядовые.

Наяда большая (Najas major): *1* — общий вид; *2* — женский цветок; *3* — завязь с семязачатком в продольном разрезе; *4* — мужской цветок; *5* — он же в продольном разрезе; *6* — плод; *7* — семя. Наяда малая (N. minor): *8* — общий вид; *9* — нижняя часть листа с влагалищем; *10* — женский цветок в продольном разрезе; *11* — мужской цветок в продольном разрезе; *12* — семя.

(у казахстанской *наяды короткоплодной* — N. marina subsp. brachycarpa) до очень узкоэллипсоидальной (у многих видов подрода каулиния). Скульптура семенной оболочки, обычно представленная ячейками разной величины и формы, служит важным систематическим признаком как у современных, так и у ископаемых наяд.

Хотя большинство наяд встречается в пресных водоемах, имеются немногие виды, например широко распространенная в Евразии *наяда морская* (N. marina), обитающие в солоноватых водоемах, обычно в приморских лагунах и соленых озерах. Некоторые виды могут расти в небольших, быстро пересыхающих водоемах, а широко распространенная в тропиках и субтропиках Евразии наяда злаковидная нередко в изобилии разрастается на рисовых полях, являясь их сорняком. В Бирме этот вид наблюдали в образованных теплыми источниками водоемах с температурой +35 °С, а другой вид — *наяда тонколистная* (N. tenuifolia)— найден на острове Ява даже в вулканических озерах с температурой до +60 °С. Многие наяды принадлежат к числу редчайших растений, например известная лишь из немногих местонахождений на территории Евразии (в том числе на северном побережье Финского залива) *наяда тончайшая* (N. tenuissima).

Цветки всех наяд опыляются под водой. После созревания пыльцы ножка мужского цветка заметно удлиняется и выносит пыльник вместе с внутренним покрывалом — околоцветником — из внешнего покрывала. Губы околоцветника расходятся в стороны, пыльник открывается отверстиями на его верхушке, и пыльца через расширившийся канал между губами выходит в воду. Пыльцевые зерна наяд шаровидные или широкоэллипсоидальные, богатые крахмалом и почти лишенные наружной оболочки — экзины, но пыльцевые зерна наяды большой дистально-однобороздные и покрыты тонкой сетчатой экзиной (З. В. Болховских, 1982). Уже во время выхода в воду из пыльника они начинают прорастать, образуя пыльцевую трубочку, что существенно облегчает возможности контактов между ними и покрытыми очень короткими сосочками рыльцевыми ветвями. Прорастающие до попадания на рыльца пыльцевые зерна наяд можно считать переходными к еще более высокоспециализированным, нитевидным пыльцевым зернам, характерным для «морских трав» из семейств взморниковых, цимодоцеевых и посидониевых.

Плоды наяд обычно распространяются водными потоками. Ломкость стеблей большинства видов, по-видимому, также способствует распространению плодов вместе с частями материнского растения. Вероятно, плоды наяд могут распространяться и эндозоохорно: с помощью поедающих их рыб и водоплавающих птиц.

ПОДКЛАСС ЛИЛИИДЫ

(LILIIDAE)

Лилииды — большой подкласс однодольных, включающий все самые крупные семейства (кроме пальм и аронниковых, относящихся к следующему подклассу арециды). Среди лилиид имеются как растения относительно примитивные, сравнимые по степени примитивности с наиболее архаическими алисматидами, так и растения очень высокоспециализированные. Самые примитивные лилииды встречаются в семействе мелантиевые, где некоторые роды, как тофилдия (Tofieldia) и чемерица (Veratrum), характеризуются неполным срастанием плодолистиков, а у рода петросавия (Petrosavia) плодолистики свободны почти до основания. В некоторых отношениях эти растения даже более примитивны, чем алисматиды, так как семена у них с обильным эндоспермом, а пыльцевые зерна имеют более примитивное строение и в зрелом состоянии 2-клеточные. Но подавляющее большинство семейств лилиид очень специализировано, а некоторые семейства, в том числе орхидные и злаки, достигли очень высокого уровня эволюционного развития.

В подклассе лилииды 5 надпорядков и 14 порядков.

Надпорядок триурисовые (Triuridanae)

Порядок 1. Триурисовые (Triuridales). Лишенные хлорофилла сапрофитные травы с редуцированными чешуевидными листьями. Проводящая система сильно редуцирована и лишена сосудов. Цветки очень мелкие, собраны в соцветия, обычно однополые (однодомные или двудомные), редко обоеполые. Околоцветник большей частью из 6 более или менее сросшихся у основания членов. Тычинок 6—2, приросших к основанию околоцветника; нити очень короткие или отсутствуют. Пыльцевые зерна 3-клеточные, безапертурные или редко (род сциафила — Sciaphila) однобороздные. Гинецей апокарпный, из 6—50 плодолистиков; плодолистики с терминальным, латеральным или базальным столбиком. В каждом плодолистике по 1 базальному семязачатку. Семязачатки анатропные, битегмальные, тенуинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плод — многолистовка. Семена с обильным эндоспермом и маленьким недифференцированным зародышем.

Семейство триурисовые.

Надпорядок лилейные (Lilianae)

Порядок 2. Лилейные (Liliales). Многолетние или реже однолетние травы или древовидные растения. Листья цельные. Сосуды большей частью только в корнях. Цветки обычно собраны в соцветия, обоеполые или редко однополые, актиноморфные или реже зигоморфные. Нектарники септальные, тепальные или стаминальные, иногда отсутствуют (филидровые). Околоцветник свободнолистный или сростнолистный и обычно состоит из 2 более или менее одинаковых кругов (чашечка обычно венчиковид-

ная, редко, наоборот, венчик чашечковидный). Тычинок обычно 6, реже меньше, очень редко только 1 тычинка. Пыльцевые зерна обычно 2-клеточные, обычно однобороздные (с простой или реже трехлучевой бороздой), иногда 2—3(4)-бороздные. Гинецей обычно из 3, очень редко из 4—5 плодолистиков, в большинстве случаев синкарпный, иногда паракарпный, со столбиками вполне свободными или более или менее сросшимися; завязь верхняя, полунижняя или нижняя, обычно с многочисленными семязачатками в каждом гнезде, реже с несколькими или с 1 семязачатком. Семязачатки анатропные, реже гемитропные или ортотропные, обычно битегмальные, крассинуцеллятные или тенуинуцеллятные. Эндосперм гелобиальный или нуклеарный. Плод — коробочка, раскрывающаяся по перегородкам (септицидная) или по створкам (локулицидная), реже ягода, редко 1-семянный, ореховидный. Семена с обильным эндоспермом, окружающим маленький зародыш.

Семейства: мелантиевые, калохортовые, эрвериевые, лилейные, альстрёмериевые, луковые, гемерокаллисовые, амариллисовые, формиевые, агавовые, дориантовые, асфоделовые, ксанторреевые, афиллантовые, гангуановые, спаржевые, драценовые, текофилеевые, цианастровые, ирисовые, гемодоровые, гипоксисовые, веллозиевые, понтедериевые, филидровые.

Порядок 3. Смилаксовые (Smilacales). Очень близок к порядку лилейные, особенно к подсемейству ландышевые семейства спаржевые. Прямостоячие многолетние травы с ползучими или клубневидными корневищами, травянистые лианы с корневищами или клубнями, вьющиеся или лазающие корневищные травы с более или менее древеснеющими стеблями или прямостоячие полукустарники. Стебли облиственные, или редко листья все прикорневые. Листья цельные или реже более или менее расчлененные. Сосуды только в корнях, в корнях и стеблях или в корнях, стеблях и листьях. Цветки обычно собраны в различного рода соцветия, редко одиночные, обоеполые или однополые, актиноморфные, обычно 3-членные, реже 2-членные или 4-членные. Нектарники обычно септальные, реже тычиночные (смилаксовые). Околоцветник из одинаковых или почти одинаковых сегментов, свободных или редко сросшихся в трубку. Тычинок большей частью 6, редко больше (до 20) или только 4 или 3; нити свободные или реже более или менее сросшиеся. Пыльцевые зерна 2-клеточные, однобороздные (с простой или реже 3-лучевой бороздой), 2(3)-бороздные, 4-поровые или безапертурные. Гинецей синкарпный или реже паракарпный (такковые), обычно из 3—6 плодолистиков, редко только 2 плодолистика (стемоновые) или плодолистиков больше 6 (некоторые триллиевые); столбики более или менее свободные или сросшиеся; завязь верхняя или чаще нижняя, с 1—2, редко 3—4 или многочисленными семязачатками в каждом гнезде или на каждой плаценте. Семязачатки анатропные, битегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный или гелобиальный. Плод — коробочка или ягода. Семена с обильным эндоспермом и маленьким зародышем.

Семейства: филезиевые, стемоновые, триллиевые, смилаксовые, диоскорейные, такковые.

Порядок 4. Бурманниевые (Burmanniales) Близок к порядку лилейные, особенно к семейству ирисовые и, по всей вероятности, произошел от них. Обычно очень мелкие и в большинстве случаев сапрофитные многолетние или однолетние травы. Листья у сапрофитных форм чешуевидные и лишены хлорофилла, но у автотрофных видов хорошо развиты, линейные или ланцетные. Сосуды у автотрофных представителей в корнях, стеблях и листьях. Цветки в соцветиях или одиночные, обоеполые или реже однополые, актиноморфные или зигоморфные. Околоцветник венчиковидный, трубчатый или колокольчатый, 6-лопастный или редко 3-лопастный. Тычинок 6 или только 3 внутреннего круга, прикрепленных к трубке околоцветника. Пыльцевые зерна 3-клеточные или 2-клеточные, однобороздные или однопоровые, иногда безапертурные. Гинецей синкарпный (вероятно, вторичносинкарпный) или паракарпный, с нитевидным или коротким столбиком, с 3 ветвями или лопастями, несущими верхушечные рыльца; завязь нижняя, с многочисленными, очень мелкими семязачатками. Семязачатки анатропные, битегмальные, тенуинуцеллятные. Эндосперм гелобиальный. Плод — коробочка. Семена многочисленные, мелкие, со скудным эндоспермом или почти без эндосперма, зародыш недифференцированный, 4—8-клеточный.

Семейства: бурманниевые, корсиевые.

Порядок 5. Орхидные (Orchidales). Близок к порядку лилейные. Наиболее тесно связан с семейством гипоксисовые, особенно с родами гипоксис (Hypoxis) и куркулиго (Curculigo); куркулиго орхидный (C. orchioides), например, очень похож на орхидные. Связующим звеном между орхидными и гипоксисовыми является самое примитивное в семействе орхидных подсемейство апостасиевые (Apostasioideae). Многолетние травы с очередными или редко супротивными или мутовчатыми, цельными листьями. Сосуды в корнях и реже также в стеблях. Цветки в соцветиях или одиночные, обоеполые или редко однополые (однодомные или двудомные), обычно резко зигоморфные, очень редко

актиноморфные или почти актиноморфные. Чашелистиков 3, лепестков 3, причем 2 боковых обычно мелкие и одинаковой формы с чашелистиками, а средний, называемый губой (лат. labellum), обычно значительно крупнее и часто очень сильно видоизменен. Тычинка обычно 1, иногда тычинок 2, очень редко 3. У большинства орхидных тычинка (или тычинки) сливается со столбиком и рыльцем, образуя так называемый гиностемий (лат. gynostemium) или колонку. Пыльцевые зерна 2-клеточные, обычно склеены в поллинии, 1—2-бороздные. Гинецей из 3 плодолистиков, паракарпный или иногда вторичносинкарпный; столбик с 3-лопастным рыльцем, причем у большинства орхидных развиты только 2 боковые лопасти; завязь нижняя, с очень многочисленными и крайне мелкими семязачатками на каждой плаценте. Семязачатки анатропные, обычно битегмальные, тенуинуцеллятные. Эндосперм обычно не развивается, а в тех случаях, когда он образуется,— нуклеарного типа. Плод обычно коробочка, редко ягодообразный. Семена очень многочисленные, необычайно мелкие, со слабо развитым, недифференцированным зародышем и без эндосперма.

Семейство орхидные.

Порядок 6. Бромелиевые (Bromeliales). Имеет много общего как с порядком лилейных (особенно с семейством агавовых), так и с порядком коммелиновых (особенно с семейством рапатеевых). Возможно, имеет общее происхождение с семейством агавовых. Большей частью эпифитные травы, реже наземные растения. Листья цельные, обычно довольно большие. Сосуды во всех органах или только в корнях. Цветки обычно в соцветиях, редко одиночные, обоеполые или редко функционально однополые, актиноморфные или реже со слабой тенденцией к зигоморфности. Обычно имеются септальные нектарники. Чашелистиков 3, травянистых или более или менее лепестковидных, свободных или сросшихся в короткую трубку. Лепестков 3, свободных или сросшихся в короткую трубку, часто яркоокрашенных. Тычинок 6 в 2 кругах, пыльники интрорзные. Пыльцевые зерна 2-клеточные, однобороздные или 2- — многоапертурные. Гинецей синкарпный, из 3 плодолистиков, со сросшимися столбиками; завязь верхняя, полунижняя или чаще нижняя, обычно с многочисленными семязачатками в каждом гнезде. Семязачатки анатропные или редко кампилотропные, битегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм гелобиальный. Плод — коробочка или ягода. Семена мелкие, с обильным мучнистым эндоспермом и большей частью маленьким зародышем.

Семейство бромелиевые.

Надпорядок ситниковые (Juncanae)

Порядок 7. Ситниковые (Juncales). Имеет много общего с порядками лилейные и бромелиевые, особенно с семействами асфоделовые и ксанторреевые, с которыми, вероятно, имеет общее происхождение. Многолетние, реже однолетние травы или кустарничковидные или кустарниковидные растения. Листья цельные, иногда редуцированные до влагалищ. Сосуды во всех органах. Цветки в соцветиях или редко одиночные, обычно обоеполые, актиноморфные, обычно анемофильные. Септальные нектарники отсутствуют. Околоцветник обычно малозаметный, большей частью пленчатый, в двух 3-членных кругах. Тычинок 6 или реже 3, пыльники интрорзные. Пыльцевые зерна 3-клеточные, однобороздные, обычно в тетрадах, покрытых общей оболочкой. Гинецей из 3 плодолистиков, синкарпный (вероятно, вторичносинкарпный) или паракарпный; столбики свободные или сросшиеся; завязь верхняя, с многочисленными или несколькими семязачатками. Семязачатки анатропные, битегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм гелобиальный. Плод — коробочка. Семена мелкие, с очень маленьким зародышем, заключенным в обильный крахмалистый эндосперм.

Семейства: ситниковые и турниевые.

Порядок 8. Осоковые (Cyperales). Вероятнее всего, происходит непосредственно от наиболее примитивных ситниковых. Многолетние или реже однолетние травы, очень редко кустарничковидные или почти древовидные растения. Листья цельные, обычно трехрядные, похожие на листья злаков. Сосуды во всех органах. Цветки очень мелкие, невзрачные, в колосках, которые, в свою очередь, образуют сложные соцветия, редко одиночные, обоеполые или однополые, обычно анемофильные. Септальные нектарники отсутствуют. Околоцветник у примитивных родов из 6 сегментов в 2 кругах, но обычно он сильно редуцирован и сведен к чешуйкам, щетинкам или волоскам, или редко околоцветник почти венчиковидный. Тычинок обычно 3, реже меньше, очень редко больше (6). Пыльцевые зерна 3-клеточные, соединены в тетрады (так называемые псевдомонады или криптотетрады), в которых развито лишь одно зерно, а остальные 3 зерна дегенерированы; эта своеобразная тетрада заключена в 1—4-поровую оболочку, которая образуется непосредственно из оболочки микроспороцита. Гинецей, по-видимому, паракарпный, обычно из 3 плодолистиков, со столбиком, заканчивающимся 2—3 рыльцами; завязь верхняя, с 1 базальным семязачатком. Семязачатки анатропные, битегмальные, крассинуцеллят-

ные. Эндосперм нуклеарный. Плод нераскрывающийся, орехообразный. Семена с маленьким зародышем, окруженным обильным эндоспермом.

Семейство осоковые.

Надпорядок коммелиновые (Commelinanae)

Порядок 9. Коммелиновые (Commelinales). Родствен порядкам лилейных и бромелиевых и, вероятно, имеет общее с бромелиевыми происхождение от порядка лилейных. Наземные или реже эпифитные, редко водные травы. Листья цельные. Сосуды во всех органах. Цветки в соцветиях, редко одиночные, от довольно крупных до мелких и редуцированных, обоеполые или однополые, актиноморфные или зигоморфные, энтомофильные или анемофильные. Септальные нектарники отсутствуют. Околоцветник из 6 сегментов в 2 кругах или более или менее редуцирован. Чашечка зеленая или перепончатая. Лепестки свободные или реже более или менее сросшиеся, окрашенные или чешуевидные. Тычинок 6 или 3. Пыльцевые зерна обычно 2-клеточные, однобороздные или иногда 2-бороздные, зонокольпатные или безапертурные.

Гинецей синкарпный или паракарпный, иногда псевдомономерный, со свободными или более или менее сросшимися столбиками; завязь обычно верхняя, реже нижняя, со многими или чаще несколькими или 1 семязачатком в каждом гнезде или на каждой плаценте. Семязачатки от ортотропных до гемитропных, битегмальные, крассинуцеллятные или тенуинуцеллятные (ксирисовые). Эндосперм нуклеарный. Плод — коробочка или ягодообразный. Семена с мучнистым эндоспермом.

Семейства: рапатеевые, ксирисовые, коммелиновые, майяковые.

Порядок 10. Эриокаулоновые (Eriocaulales). Происходит от коммелиновых. Многолетние или редко однолетние травы с обычно линейными прикорневыми листьями. Сосуды во всех органах. Цветки очень мелкие, собраны в головчатое соцветие, однополые, 3- или реже 2-членные, актиноморфные или зигоморфные. Септальные нектарники отсутствуют. Чашелистики свободные или реже более или менее сросшиеся. Лепестки в женских цветках свободные, а в мужских обычно сросшиеся в трубку. Тычинок столько же или вдвое больше, чем лепестков; пыльники интрорзные. Пыльцевые зерна 3-клеточные, однобороздные или спирапертурные.

Гинецей синкарпный, из 3—2 плодолистиков, с 1 семязачатком в каждом гнезде завязи. Семязачатки ортотропные, битегмальные, тенуинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плод — коробочка. Семена с обильным эндоспермом и маленьким зародышем, расположенным апикально.

Семейство эриокаулоновые.

Порядок 11. Рестиевые (Restionales). Близок к порядку коммелиновых и, вероятно, имеет общее с ним происхождение. Многолетние травы, часто похожие по внешнему виду на ситниковые, осоковые и злаки. Листья цельные, часто с редуцированными пластинками или вовсе без пластинки, с открытым или реже замкнутым влагалищем. Замыкающие клетки устьиц часто граминоидного (злакового) типа. Сосуды большей частью во всех органах. Цветки мелкие, в соцветиях, обоеполые или чаще однополые (большей частью двудомные), актиноморфные, 3-членные. Септальные нектарники отсутствуют. Околоцветник из 6 свободных сегментов в 2 кругах, чашечковидный или венчиковидный. Тычинок 6, 3, 2 или 1; пыльники интрорзные. Пыльцевые зерна 2-клеточные или 3-клеточные, однопоровые, обычно граминоидного типа. Гинецей синкарпный, паракарпный или псевдомономерный, из 3—2 плодолистиков, со свободными или более или менее сросшимися столбиками; завязь верхняя, с 1 висячим семязачатком в каждом гнезде. Семязачатки ортотропные, битегмальные, крассинуцеллятные или реже тенуинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плоды разного типа. Семена с маленьким зародышем, расположенным против рубчика на верхушке обильного мучнистого эндосперма.

Семейства: флагеллариевые, жуанвиллеевые, рестиевые, экдейоколейные, центролеписовые.

Порядок 12. Гидателловые (Hydatellales). Родствен с порядком рестиевые, с которым имеет, вероятно, общее происхождение. Однолетние водные травы с нитевидными прикорневыми листьями. Цветки мелкие, в головчатых соцветиях, однополые, без околоцветника. Мужские цветки состоят из 1 тычинки; пыльники 2-гнездные (4 микроспорангия), прикрепленные основаниями. Пыльцевые зерна однобороздные. Гинецей, вероятно, псевдомономерный, с (2) 3—10 нитевидными столбиками и с 1 висячим семязачатком. Семязачатки анатропные, битегмальные и крассинуцеллятные. Эндосперм целлюлярный. Плод с перепончатым околоплодником, раскрывающийся или нераскрывающийся. Семена с обильным мучнистым периспермом и почти без эндосперма; зародыш очень маленький, линзовидный, периферический, не полностью развитый.

Семейство гидателловые.

Порядок 13. Злаки (Poales). Очень близок к порядку рестиевые и, по всей вероятности, происходит от какого-то вымершего его представителя типа современного рода жуанвиллея (Joinvillea). Многолетние или реже однолетние или двулетние травы или вторичнодревовидные растения с одревесневшей соломиной. Стебли большей частью полые в междоузлиях. Листья цельные, дифференцированы на обычно открытое влагалище и пластинку; вдоль границы пластинки и влагалища обычно расположен язычок. Замыкающие клетки устьиц граминоидного типа. Сосуды во всех органах. Цветки мелкие, собраны в колосовидные или метельчатые сложные соцветия, состоящие из элементарных соцветий-колосков, обоеполые или редко однополые, анемофильные. Околоцветник очень редуцирован и сведен к пленочкам и чешуям. Тычинок большей частью 3, реже 6, 2 или 1, очень редко много (до 120). Пыльцевые зерна 3-клеточные, однопоровые, сходные с пыльцевыми зернами некоторых представителей порядка рестиевых. Гинецей паракарпный, из 3 или чаще 2 плодолистиков, с 2 или реже 3 рыльцевыми ветвями; рыльца перистые; завязь верхняя, с 1 семязачатком, прикрепленным к задней стенке. Семязачатки анатропные, гемитропные или кампилотропные, битегмальные или редко (мелоканна — Melocanna) унитегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плод — зерновка, редко орехообразный, костянка или ягода. Семена с обильным мучнистым эндоспермом (отсутствующим у мелоканны), зародыш прямой, прилегающий сбоку к эндосперму.

Семейство злаки.

Надпорядок имбирные (Zingiberanae)

Порядок 14. Имбирные (Zingiberales). Родствен порядкам лилейных и бромелиевых и, вероятно, имеет общее с бромелиевыми происхождение от древнейших лилейных. Многолетние корневищные травы или иногда древовидные формы. Сосуды обычно только в корнях. Листья с широкой цельной пластинкой, с толстой средней жилкой, от которой отходят параллельные друг другу боковые жилки; основания черешков с хорошо развитым влагалищем, обычно открытым и снабженным язычком. Цветки в бокоцветных или реже верхоцветных соцветиях, обоеполые или реже однополые, более или менее зигоморфные или асимметричные, 3-членные. Имеются септальные нектарники. Околоцветник из 3 чашелистиков и 3 лепестков; оба круга околоцветника венчиковидные, или внешний круг зеленый. Тычинок 5 или 1, редко 6. Пыльца 2-клеточная, безапертурная или реже однобороздная (имбирь — Zingiber), с неясно выраженной порой (геликониевые) или многопоровая (костусовые). Гинецей обычно синкарпный, редко паракарпный, из 3 плодолистиков; завязь нижняя, с 1 — многими семязачатками в каждом гнезде. Семязачатки анатропные, битегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм гелобиальный (костовые и имбирные) или нуклеарный. Плод — коробочка или ягодообразный, иногда плод распадается на 3 односемянных мерикарпия (геликониевые). Семена с обильным периспермом и остатком эндосперма или только с периспермом (марантовые), большей частью с ариллусом.

Семейства: стрелитциевые, банановые, геликониевые, ловиевые, имбирные, костусовые, канновые, марантовые.

ПОРЯДОК ТРИУРИСОВЫЕ (TRIURIDALES)

СЕМЕЙСТВО ТРИУРИСОВЫЕ (TRIURIDACEAE)

К триурисовым относятся бесхлорофилльные сапрофитные травы — обычные растения тенистых лесов в тропиках Центральной и Южной Америки, Западной Африки, Мадагаскара, Сейшельских островов, Азии, Полинезии и Австралии. Только в Центральной Америке и Японии триурисовые встречаются и за пределами тропической зоны. В семействе 7 родов и более 70 видов, довольно однообразных по облику, что определяется сходным микотрофным образом жизни на лесной подстилке и перегнойной почве под пологом деревьев, на гниющих пнях и дуплистых стволах и даже на термитниках.

Большинство триурисовых — изящные растеньица с прямостоячим, обычно простым тонким волосовидным стеблем высотой от 3 до 20 см, реже более высокие и крупные, а иногда даже достигающие 140 см, как, например, растущая на гнездах термитов американская *сциафила пурпурная* (Sciaphila purpurea, рис. 21). Самые маленькие и изящные среди триурисовых — виды *андруриса* (Andruris). *Андрурис японский* (A. japonica), например, имеет стебелек высотой часто всего 3 см, заканчивающийся кистью мелких цветков диаметром около 2 мм.

Подземный орган триурисовых — короткое вертикальное или ползучее корневище толщиной 0,5 — 1 мм, усаженное коричневыми, белы-

ми или красноватыми чешуйками, из пазух которых отходят многочисленные обычно опушенные корни. Клетки кончиков корней и их кора плотно заполнены гифами гриба, осуществляющими превращение органических остатков в усвояемые растением вещества. Микориза свойственна, по-видимому, всем триурисовым и является необходимым условием их существования. Корневище переходит в надземный стебель, прямой или извилистый, иногда поникающий на верхушке и несущий, как и корневище, немногочисленные очередные чешуевидные листья длиной 1—6 мм. Иногда стебли ветвятся, и в результате отмирания старых ветвей у таких растений наблюдается симподиальный рост. В большинстве случаев стебли, как и другие части растения, окрашены в красный, розовые, фиолетовые или желтовато-белые тона.

Соцветие почти у всех видов кисть, иногда односторонняя или щитковидная, мало- или многоцветковая, от 4—5-цветковой у *сциафилы темно-фиолетовой* (Sciaphila atroviolacea) до 120-цветковой у *сциафилы африканской* (S. africana), только у рода *триурис* (Triuris) соцветие верхоцветное, а у *гиалисмы* (Hyalisma) цветки супротивные или в мутовках. Каждый цветок сидит в пазухе прицветника, обычно некрупного, но иногда, как у *сциафилы щитковидной* (Sciaphila corymbosa), прицветники крупнее листьев. У *сейшеллярии мадагаскарской* (Seychellaria madagascariensis) на каждом цветоносе имеется еще прицветник с дополнительным цветком.

Цветки мелкие, актиноморфные и большей частью однополые. Растения при этом однодомные (женские цветки в нижней части соцветия, мужские — вверху), реже двудомные. У некоторых видов сциафилы имеются и обоеполые цветки, нередко сочетающиеся с мужскими в одном и том же соцветии. Южноамериканская *сциафила расписная* (S. picta) имеет только обоеполые цветки с 6 одинаковыми сегментами околоцветника, с 6 свободными тычинками и апокарпным гинецеем из 10—15 плодолистиков. Такой тип строения был, вероятно, исходным для всех триурисовых. Мужские и женские цветки часто различаются величиной. У тех и других имеется плоское дисковидное цветоложе, которое в женских цветках постепенно становится выпуклым и выносит вверх плодолистики. Околоцветник не дифференцирован на чашечку и венчик, сегменты его в той или иной мере сросшиеся и в неопределенном числе — от 3 до 10. Характерной чертой строения цветка большинства триурисовых является наличие головчатых, бородковидных или хвостовидных придатков на концах сегментов околоцветника. Однако у гиалисмы, сейшеллярии и некоторых сциафил сегменты околоцветника без

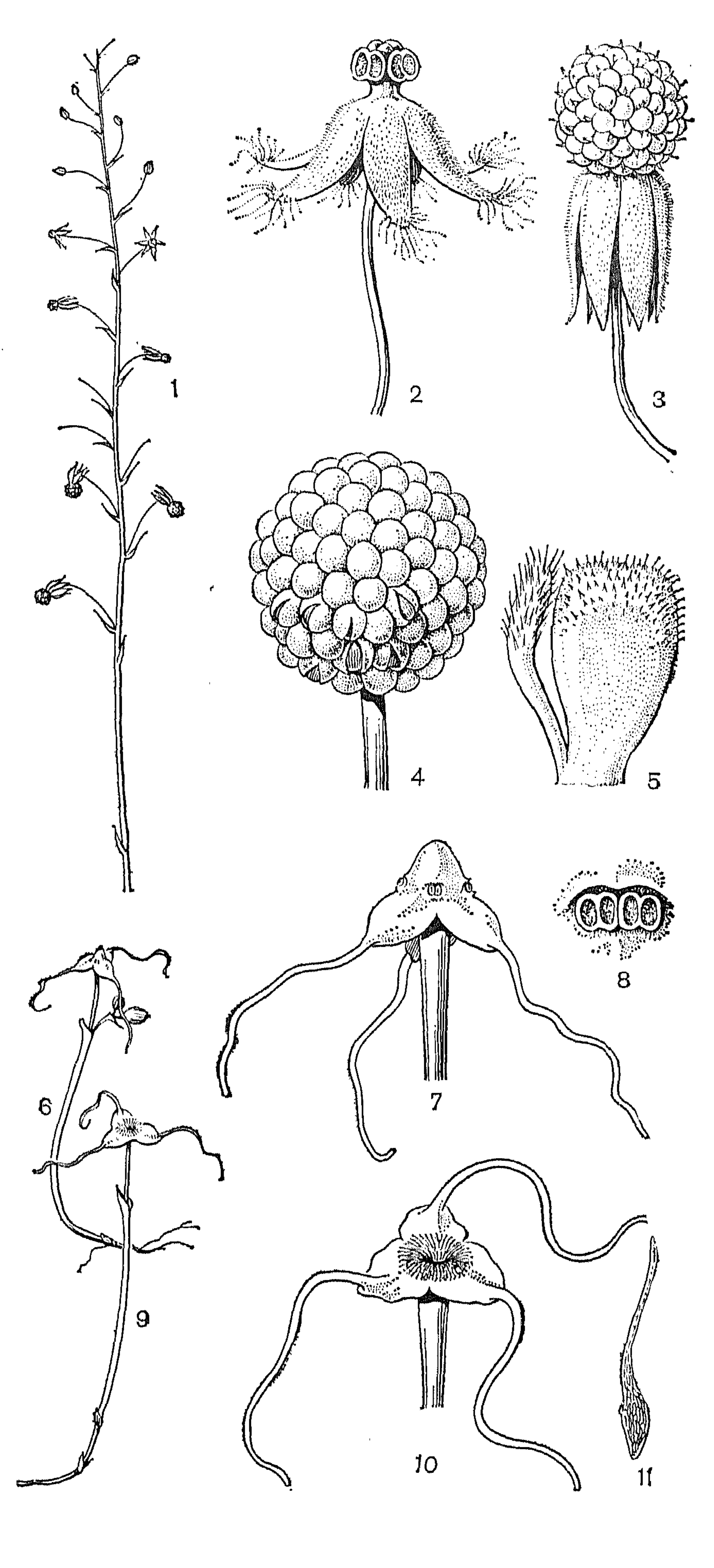


Рис. 21. Триурисовые.

Сциафила пурпурная (Sciaphila purpurea): *1* — верхняя часть растения; *2* — мужской цветок; *3* — женский цветок; *4* — плод; *5* — плодолистик. Триурис прозрачный (Triuris hyalina): *6* — мужское растение; *7* — мужской цветок; *8* — пыльники; *9* — женское растение; *10* — женский цветок; *11* — плодолистик.

придатков. Иногда же придатки имеются только в мужских цветках. В них от 2 до 6 тычинок. Тычиночные нити короткие, а иногда тычинки сидячие или даже погруженные в цветоложе. У сциафилы пурпурной тычиночные нити срастаются в колонку, образуя андрофор. Пыльники открываются экстрорзно продольной или поперечной щелью. У некоторых триурисовых сильно развит связник. У сейшеллларии в мужских цветках имеются также и стаминодии, приросшие к тычиночным нитям в их основании. Пыльцевые зерна у сциафилы однобороздные, у остальных родов безапертурные.

Женские цветки триурисовых несут от 6 до 50 свободных плодолистиков с терминальными, латеральными или почти базальными столбиками, положение которых меняется по мере развития цветка. Столбики могут быть нитевидные или булавовидные, гладкие или с папиллами по всей длине, иногда с кисточкой на верхушке. Стаминодиев в женских цветках нет. Семязачатки прямостоячие, анатропные, в начале развития ортотропные, базально прикрепленные по 1 в каждом плодолистике. Плоды — толстостенные листовки, растрескивающиеся продольной щелью, или нераскрывающиеся. Семя содержит крошечный недифференцированный зародыш и обильный эндосперм.

Неизвестно, происходит ли оплодотворение у этих растений. Несмотря на иногда наблюдающееся проникновение пыльцевых трубок в ткани столбика и семязачатка (Г. Вирц, 1910), у многих видов развитие яйцеклетки происходит партеногенетически. Распространению семян способствуют, по наблюдениям итальянского ботаника О. Беккари (1886—1890), дождевые черви, становящиеся добычей птиц.

Согласно монографу семейства Г. Гизену (1938), триурисовые разделяются на 2 трибы. Триба *собственно триурисовых* (Triurideae) охватывает 2 рода Нового Света — *гексурис* (Hexuris) с 2 видами и *триурис* (Triuris, рис. 21) с 1 видом. У этих растений однополые цветки, двудомность, хвостовидные сегменты околоцветника и четырехгнездные пыльники, раскрывающиеся продольной щелью. В трибу *сциафиловых* (Sciaphileae) входят 5 родов: *сейшеллария* (Seychellaria), *гиалисма* (Hyalisma), *сциафила* (Sciaphila), *соридиум* (Soridium) и *андрурис* (Andruris), характеризующихся однодомностью, не хвостовидными придатками сегментов околоцветника, пыльниками, раскрывающимися поперечной щелью. Самым крупным родом в этой трибе, как и в семействе в целом, является сциафила, свыше 50 видов которой обитают в тропических лесах от Южной Америки до Африки, Северного Таиланда и Юго-Восточной Азии. В Азии сосредочена бóльшая часть — около 40 ее видов. В роде андрурис, также распространенном главным образом в Юго-Восточной Азии, насчитывается 16—17 видов, в остальных родах — по 1—3 вида. Сейшеллария растет на острове Маэ (Сейшельские острова) и на Мадагаскаре, гиалисма — в Индии и на Шри-Ланке, соридиум — на севере Южной Америки.

ПОРЯДОК ЛИЛЕЙНЫЕ (LILIALES)

СЕМЕЙСТВО МЕЛАНТИЕВЫЕ (MELANTHIACEAE)

Это относительно самое примитивное семейство в порядке лилейных. Оно объединяет 39 родов и около 350 видов, большинство которых встречается во внетропических областях северного полушария и в Африке (главным образом в Южной Африке); лишь немногие представители мелантиевых произрастают в тропической Азии, Австралии и Южной Америке.

Мелантиевые — типичные геофиты, обычно с хорошо развитыми запасающими подземными органами — корневищами, луковицами или клубнелуковицами. Листья у них расположены или по всему стеблю или же сосредоточены только у его основания (так называемые приземные или базальные листья). Устьица мелантиевых не имеют побочных клеток (аномоцитные), а сосуды обычно встречаются только в корнях и характеризуются лестничной перфорацией. Цветки собраны в различного рода соцветия, реже одиночные, обычно обоеполые и лишь редко однополые. Сегменты околоцветника свободные или более или менее сросшиеся. Тычинок обычно 6, реже 3, редко 9; пыльники прикреплены к нити основанием или спинкой, большей частью вскрываются продольной щелью, реже верхушечной порой, экстрорзные или интрорзные. Пыльцевые зерна у большинства мелантиевых однобороздные, иногда двубороздные, но у некоторых наиболее подвинутых родов они 2—4-поровые. Гинецей состоит из 3 плодолистиков, которые у наиболее примитивных форм свободны до основания или почти до основания, но у большинства родов более или менее сросшиеся; завязь верхняя, с многочисленными или несколькими семязачатками. Семязачатки анатропные и, как правило, битегмальные. Плод представляет собой септицидную или локулицидную коробочку, но у некоторых примитивных родов он является многолистов-

кой или переходным типом от многолистовки к коробочке.

Среди ботаников имеются большие разногласия как в отношении таксономической самостоятельности семейства мелантиевые, так и его объема. Это семейство впервые установил еще в 1802 г. немецкий ботаник Август Бач. Через три года А. П. де Кандоллем (1805) было установлено семейство *безвременниковые* (Colchicaceae), которое одними авторами рассматривалось как самостоятельное, а другими объединялось с мелантиевыми. В прошлом веке самостоятельность семейства мелантиевые признавали многие выдающиеся систематики, в том числе английские ботаники Роберт Браун (1810) и Джон Линдли (1836, 1846), русский ботаник П. Ф. Горянинов (1834), австрийский ботаник Стефан Эндлихер (1836, 1841), немецкий ботаник Адальберт Шницлейн (1843—1846), датский ботаник Йоханнес Варминг (1879) и швейцарский ботаник Пьер Эдмон Буасье (1884) (Горянинов и последние два ботаника — под названием Colchicaceae). Но уже во второй половине прошлого века в системах А. Эйхлера (1875), Дж. Бентама и Дж. Хукера (1883), А. Энглера (1888) и их последователей мелантиевые включаются в качестве одного из подсемейств в обширное и в принятом ими объеме очень разнородное семейство *лилейные* (Liliaceae), установленное еще Антуаном Лораном Жюсьё (1789). Таково положение мелантиевых и таков или почти таков объем семейства лилейных в системах Веттштейна, Бесси и Халлира, почти во всех современных руководствах по систематике и во всех определителях и «флорах». Но уже в первой четверти нашего столетия делаются попытки подразделения этой довольно искусственной группы «лилейных» на ряд более естественных семейств. Наиболее решительный шаг в этом направлении был сделан известным голландским ботаником Яном Паулусом Лотси (1911) в третьем томе его «Лекций о ботанической родословной». Он восстанавливает целый ряд хороших, таксономически ясно очерченных семейств, установленных ранее ботаниками, и прибавляет к ним новые семейства. Но в то же время Лотси чрезмерно раздробил лилейные, выделив из них целый ряд сомнительных семейств. Именно, вероятно, поэтому его система не получила признания. И лишь значительно позднее, начиная с работ Дж. Хатчинсона (1934) и А. Л. Тахтаджяна (1954, 1959) и особенно немецкого ботаника Х. Хубера (1969), начинается широкая ревизия традиционной энглеровской системы. Последними попытками в этом направлении являются системы датского ботаника Р. Дальгрена (1975, 1980) и А. Л. Тахтаджяна (1980). Следуя Хуберу, Дальгрен подразделяет мелантиевые на три самостоятельных семейства — *безвременниковые* (Colchicaceae), *трициртисовые* (Tricyrtidaceae) и собственно *мелантиевые* (Melanthiaceae), причем безвременниковые ставит в самом начале порядка лилейных (в принятом им объеме), в то время как мелантиевые располагает в конце. В системе Тахтаджяна (1980) все эти три группы вместе с родом *петросавия* (Petrosavia) рассматриваются как одно естественное семейство. Современные исследования лилейных, основанные на широком сравнительно-морфологическом изучении (включая цитологию, палинологию и эмбриологию) и данных химии и систематической серологии, показывают, что наиболее близок к истине тот объем семейства мелантиевых (безвременниковые), который был принят Линдли, Эндлихером и другими ботаниками прошлого века.

Семейство мелантиевые в принятом здесь объеме состоит из трех подсемейств — *петросавиевые* (Petrosavioideae), собственно *мелантиевые* (Melanthioideae) и *безвременниковые* (Colchicoideae). Мелантиевые (и, вероятно, также петросавиевые) характеризуются гелобиальным эндоспермом, в то время как у безвременниковых эндосперм всегда нуклеарный. Имеются также различия в строении цветка, в том числе гинецея. Учитывая значение мелантиевых для построения филогенетической системы порядка лилейных и для понимания путей его эволюции, остановимся на них несколько подробнее.

Подсемейство *петросавиевые* состоит из одной трибы *петросавиевые* (Petrosavieae) и одного рода *петросавия* (Petrosavia). Петросавия настолько своеобразна и во многом так сильно отличается от остальных представителей семейства и даже порядка, что иногда, например в системах Дж. Хатчинсона (1934) и А. Кронквиста (1968, 1981), выделяется в отдельное семейство *петросавиевые* (Petrosaviaceae). Это небольшой род, состоящий всего из 3 видов, встречающихся в Японии (очень редко в лесах на острове Хонсю), Южном Китае, на острове Тайвань, на полуострове Малакка и на острове Калимантан. Виды петросавии произрастают в тенистых местах на влажной лесной почве. В отличие от всех остальных представителей семейства петросавии — сапрофиты, небольшие бледно-желтые травы с тонким корневищем и тонким стеблем, несущим лишенные хлорофилла редуцированные чешуевидные листья. Мелкие обоеполые актиноморфные цветки петросавии собраны в верхушечные кисти, иногда щитковидные. Околоцветник из 5 у основания сросшихся сегментов; внутренние сегменты крупнее наружных и у некоторых видов снабжены у основания нектарной железкой. Таким образом, нектарники у петросавии тепальные (от лат. tepalum — сегмент околоцветника). Ты-

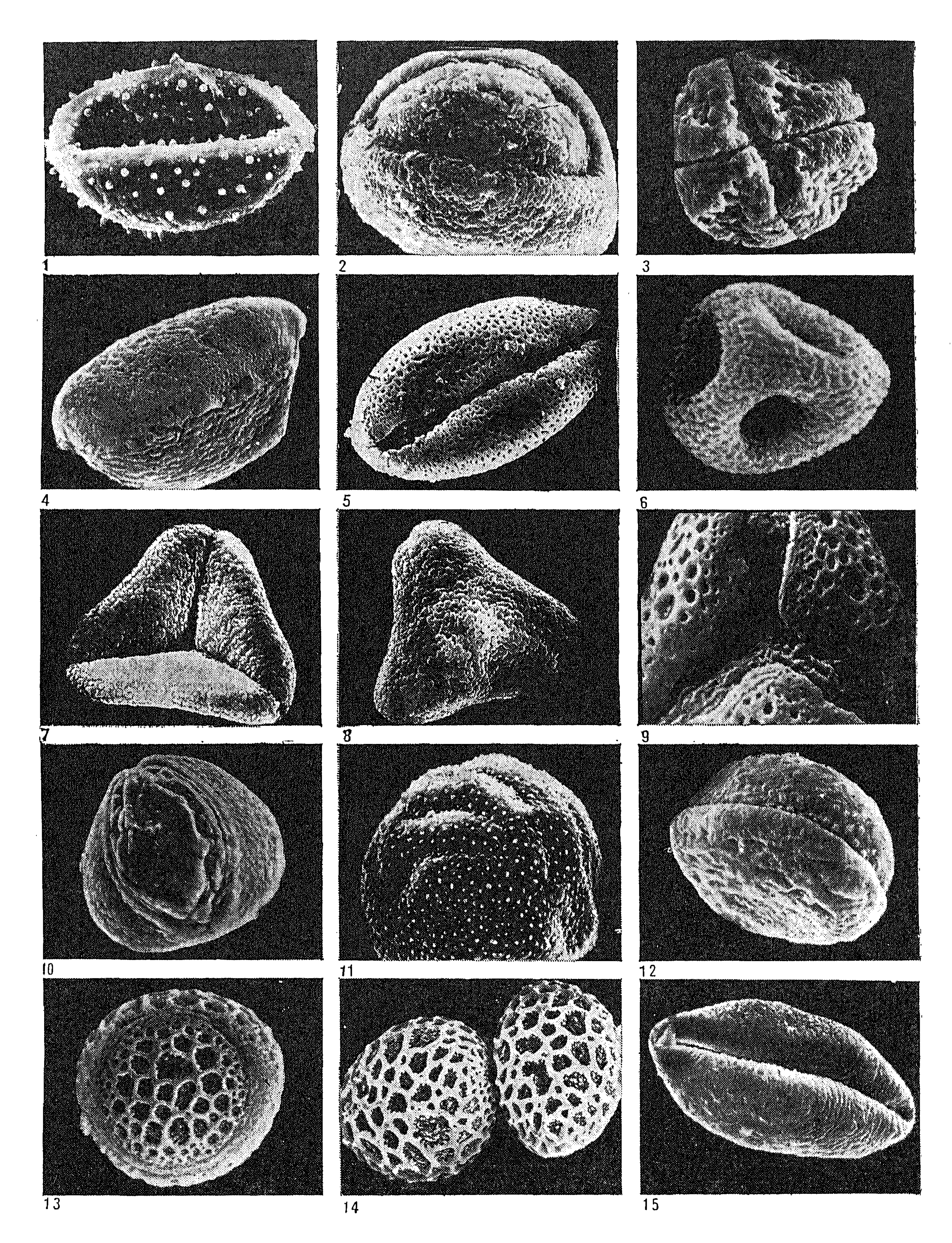


Рис. 22. Пыльцевые зерна некоторых представителей порядков лилейных и смилаксовых:

1 — гелониас пузырчатый (Helonias bullata, увел. 2000); *2* — пролеска двулистная (Scilla bifolia, увел. 2000); *3* — фуркрея Бедингхауза (Furcraea bedinghausii, увел. 620); *4* — алоэ переменчивое (Aloe commutata, увел. 1500); *5* — схенокаулон тонколистный (Schoenocaulon tenuifolia, увел. 2000); *6* — хионографис японский (Chionographis japonica, увел. 4000); *7*, *8* — гейтоноплезиум полузонтичный (Geitonoplesium cymosum, увел. 2200); *9* — формиум прочный, или новозеландский лен (Phormium tenax, увел. 3700); *10* — асфоделина либурнская (Asphodeline liburnica, увел. 780); *11* — шафран золотистоцветковый (Crocus chrysanthus, увел. 1100); *12* — сансевьера цилиндрическая (Sansevieria cylindrica, увел. 1300); *13*, *14* — агава оттянутая (Agave attenuata, увел. 1300); *15* — такка гребенчатая (Tacca cristata, увел. 1200).

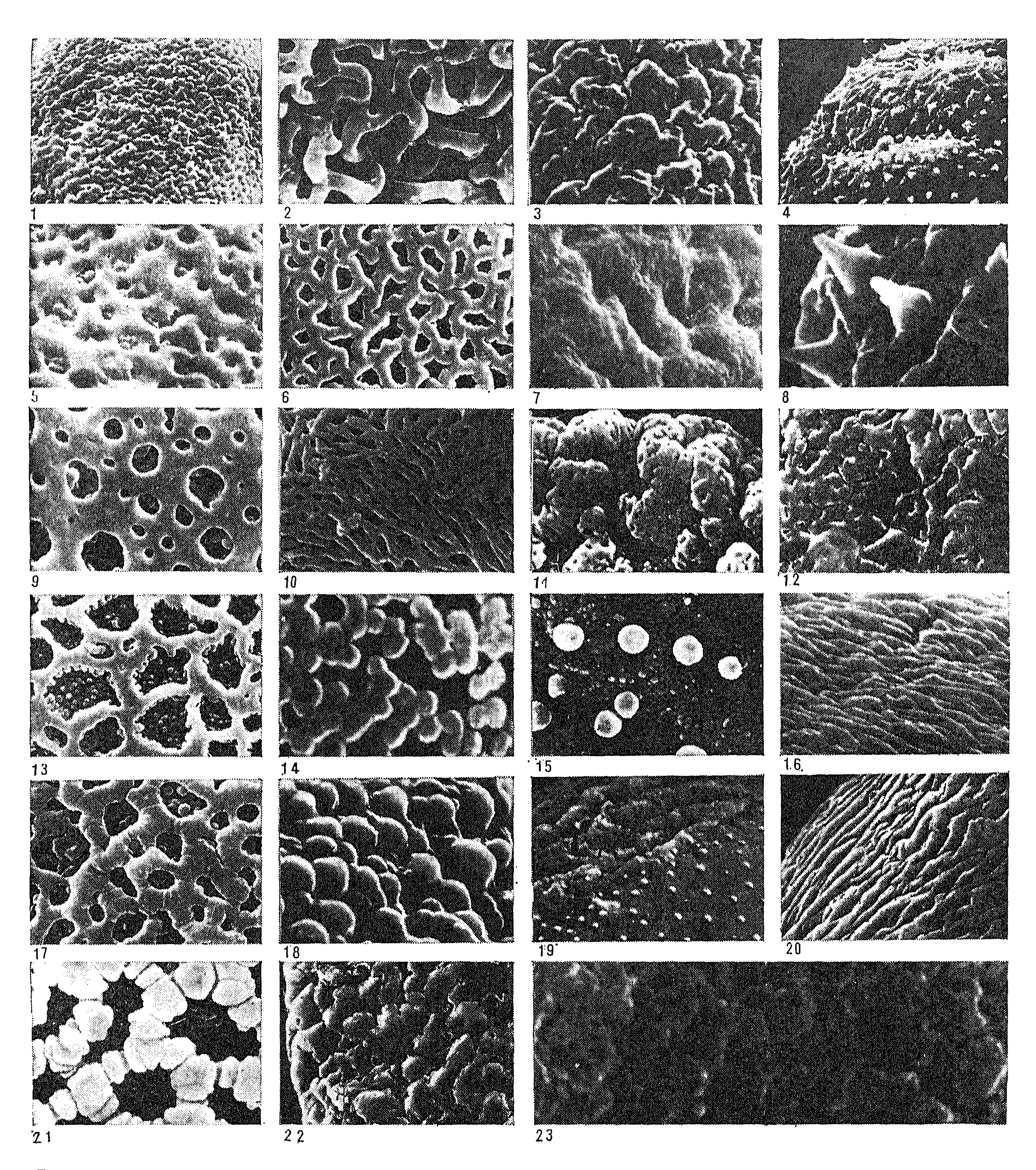


Рис. 23. Типы скульптуры пыльцевых зерен некоторых представителей порядков лилейных и смилаксовых:

1 — хлорофитум частухолистный (Chlorophytum alismaefolium, увел. 5000); *2* — гесперокаллис волнистолистный (Hesperocallis undulata, увел. 2700); *3* — бульбинелла хвостатая (Bulbinella caudata, увел. 5000); *4* — шафран золотистоцветковый (Crocus chrysanthus, увел. 5000); *5* — цезия полосатая (Caesia vittata, увел. 5000); *6* — зигаденус колорадский (Zigadenus coloradensis, увел. 5000); *7* — сансевьера цилиндрическая (Sansevieria cylindrica, увел. 5000); *8* — лапажерия розовая (Lapageria rosea, увел. 5000); *9* — леонтохир Овалье (Leontochir ovallei, увел. 5000); *10* — глориоза великолепная (Gloriosa superba, увел. 5000); *11* — сколиопус Бегелова (Scoliopus begelowii, увел. 5000); *12* — офиопогон пестролистный (Ophiopogon poecilophyllus, увел. 5000); *13* — крумия немногоцветковая (Croomia pauciflora, увел. 5000); *14* — хамелириум желтый (Chamaelirium luteum, увел. 5000); *15* — гелониас пузырчатый (Helonias bullata, увел. 5000); *16* — альстрёмерия открытоцветковая (Alstroemeria apertiflora, увел. 5000); *17* — красоднев, или гемерокаллис Миддендорфа (Hemerocallis middendorfii, увел. 5000); *18* — хоста ланцетолистная (Hosta lancifolia, увел. 5000); *19* — кринум повислый (Crinum flaccidum, увел. 2200); *20* — такка Шантрье (Tacca chanttrieri, увел. 5000); *21* — лилия леопардовая (Lilium pardalinum, увел. 5000); *22* — анигозантос желтоватый (Anigozanthos flavidus, увел. 2700); *23* — эвстрефус широколистный (Eustrephus latifolius, увел. 5000).

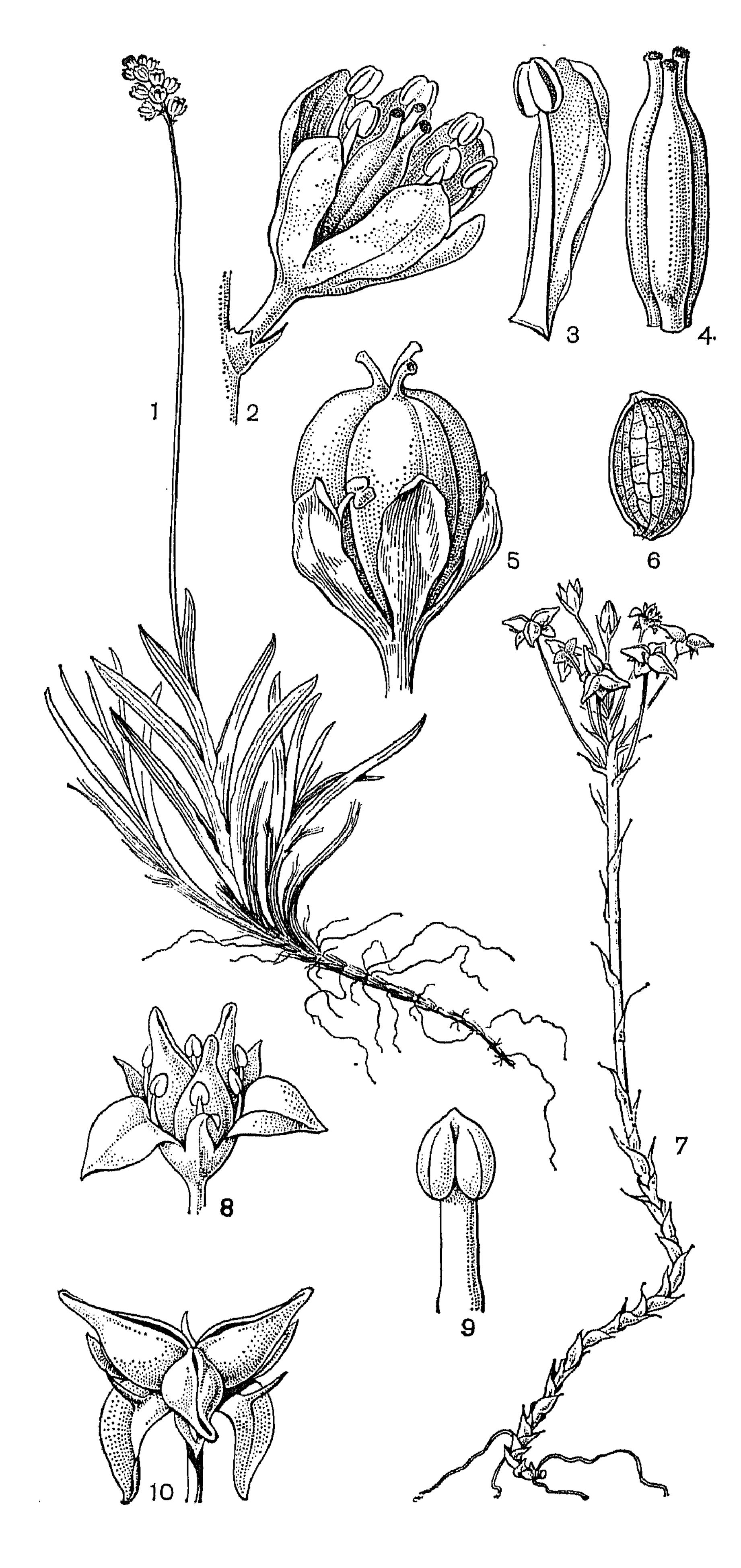


Рис. 24. Мелантиевые.

Тофилдия крохотная (Tofieldia pusilla): *1* — общий вид; *2* — цветок; *3* — тычинка и сегмент околоцветника; *4* — гинецей; *5* — плод; *6* — семя. Петросавия звездчатая (Petrosavia stellaris): *7* — общий вид; *8* — цветок; *9* — тычинка; *10* — плод.

чинок 6, прикрепленных к сегментам околоцветника; пыльники прикреплены спинкой, интрорзные. Пыльцевые зерна как у большинства мелантиевых, однобороздные. Гинецей из 3 плодолистиков, коротко сросшихся у основания между собой и с сегментами околоцветника; столбик короткий, с более или менее головчатым рыльцем (у калимантанской *петросавии звездчатой* — P. stellaris, рис. 24, *7—12*,— рыльце низбегающее) и многочисленными семязачатками в каждом гнезде. Плод — многолистовка, отдельные плодики которой раскрываются на верхней стороне. Семена многочисленные, бороздчатые, с эндоспермом. Уже из этого описания следует, что петросавия представляет собой очень своеобразную боковую ветвь развития примитивных мелантиевых, характеризующаяся очень контрастным сочетанием ряда, несомненно, примитивных признаков с признаками высокой специализации.

Подсемейство *мелантиевые* — самое большое в семействе. В него входит 5 триб: *тофилдиевые* (Tofieldieae), *нартециевые* (Narthecieae), *гелониевые* (Helonieae), *хионографовые* (Chionographieae) и *мелантиевые* (Melanthieae). Самой примитивной является небольшая триба тофилдиевых, заключающая всего 2 очень близких рода — *тофилдию* (Tofieldia, рис. 24, *1—6*) и *плеею* (Pleea). Именно с нее мы и начнем наше знакомство с подсемейством мелантиевых.

Род тофилдия представляет для нас особый интерес, так как в некоторых отношениях он занимает едва ли не самое низкое положение в эволюционной системе семейства, а следовательно, и всего порядка. Известно около 25 видов тофилдии, распространенных во внетропических областях северного полушария (включая Арктику), а также в Венесуэле, Гайане и Андах. Виды тофилдии — небольшие растения с тонкими корневищами, простым или ветвистым прямостоячим симподиальным стеблем и линейными, большей частью базальными листьями, сложенными вдоль середины. Мелкие, белые, зеленовато-белые, желтоватые или коричневато-красные цветки тофилдии образуют короткую, густую, верхушечную кисть или колос. Тычинки в числе 6 прикреплены к основаниям сегментов околоцветника. У очень близкого к тофилдии и в последние годы иногда объединяемого с ней монотипного рода плеея, распространенного на юго-востоке США, тычинок 9 (к сегментам наружного круга околоцветника прикреплено по 2 тычинки). Пыльники тофилдиевых прикреплены к нити основаниями и интрорзные. Интересно, что пыльцевые зерна обоих родов обычно двубороздные, что по сравнению с однобороздными зернами является признаком некоторой подвинутости. Но самой замечательной особенностью этих двух родов

является строение их гинецея. Дело в том, что плодолистики у обоих этих родов хотя и прилегают плотно друг к другу, но не срастаются, а столбики у них совершенно свободные. Кроме того, каждый плодолистик сидит на отдельной ножке, и таким образом весь гинецей как бы возвышается на трех ножках. Наличие у плодолистика ножки — признак очень примитивный (такие плодолистики встречаются только у примитивных представителей двудольных, например у дегенерии). Наконец, что не менее интересно, плодолистики тофилдиевых открыты, т. е. еще не срослись краями, что мы опять-таки встречаем только у наиболее примитивных цветковых растений. На поперечном разрезе гинецей тофилдиевых производит впечатление паракарпного гинецея, но это еще самая начальная стадия возникновения паракарпного гинецея (настоящая паракарпия предполагает гистологическое срастание соседних плодолистиков). Но наряду с этими архаическими особенностями в морфологии плодолистиков тофилдиевых есть и такая прогрессивная черта, как верхушечное расположение рылец. Вдоль обычно несколько загнутых назад краев плодолистиков сидят многочисленные семязачатки.

У тофилдии и плееи наблюдаются самые начальные стадии возникновения так называемых септальных нектарников, т. е. нектарников, расположенных на перегородках завязи (от лат. septum —перегородка). Эти своеобразные нектарники характерны для некоторых групп однодольных, в том числе для большинства представителей порядка лилейных. Они встречаются при неполном боковом срастании плодолистиков, когда несросшиеся участки становятся секреторными и превращаются в нектарники. Но у тофилдиевых, так же как и у частухи (Alisma), о которой речь была раньше, мы наблюдаем лишь самое начало формирования септальных нектарников. Уже на самых ранних стадиях развития плодолистиков тофилдиевых их боковые (а первоначально также внутренние) поверхности бывают покрыты секреторными сосочками. Любопытно, что сосочки первоначально закладываются не на самих плодолистиках, а под ними, т. е. фактически в верхней части цветоножки, что совершенно не наблюдается у других однодольных. Эти сосочки как бы скрепляют боковые стенки соседних плодолистиков и в то же время выделяют нектар в продольные межплодолистиковые ложбинки. Так как септы (перегородки) у тофилдиевых отсутствуют, то в сущности эти сосочки нельзя еще считать настоящими септальными нектарниками. Выделяемый ими нектар стекает вниз и собирается в виде крошечных капелек между основанием завязи и тычиночными нитями. Он привлекает пчел, мух и маленьких жуков (в том числе видов антобиума — Anthobium — из семейства стафилинид), которые и являются опылителями тофилдиевых. Для тофилдиевых характерна ясно выраженная протогиния. При отсутствии перекрестного опыления иногда возможно самоопыление.

Плод тофилдиевых представляет собой нечто среднее между многолистовкой и септицидной коробочкой, но стоит все же ближе к многолистовке. Так как перегородки в гинецее тофилдиевых отсутствуют, то здесь еще нет настоящего септицидного раскрывания, как у настоящих коробочек, а скорее лишь ложносептицидное отделение друг от друга зрелых плодиков.

Эллипсоидальные семена тофилдиевых интересны тем, что на обоих концах они бывают обычно снабжены более или менее длинными (иногда, как у *тофилдии клейкой* — Tofieldia glutinosa, очень длинными) придатками. Эти придатки имеют, вероятно, определенное значение при распространении семян.

С трибой тофилдиевых тесно связана триба *нартециевых* (Narthecieae), состоящая из 5 родов. Главным отличием нартециевых от предыдущей трибы является синкарпный гинецей и отсутствие нектарников. Пыльцевые зерна у них однобороздные, что характерно и для всех остальных триб подсемейства собственно мелантиевых. Вероятно, самым примитивным представителем нартециевых является монотипный японский род *японолирион* (Japonolirion, рис. 25), произрастающий на альпийских лугах островов Хоккайдо и Хонсю. Корневище у него тонкое, короткое, а листья базальные, двурядные, линейные, по краям сильно шероховатые. Цветонос с немногими мелкими чешуевидными листьями, заканчивается кистью. Цветки мелкие, обоеполые, актиноморфные, зеленоватые, на коротких цветоножках, без прицветничков, но с пленчатыми прицветниками. Сегментов околоцветников 6, пленчатых, широколанцетных. Тычинок 6, прикрепленных к основаниям сегментов околоцветника; пыльники прикреплены к нити основаниями, интрорзные, с параллельными гнездами. Гинецей из 3 сросшихся плодолистиков, столбики свободные, отогнутые наружу, с рыльцевой поверхностью на внутренней стороне (примитивный признак). Плод — септицидная коробочка. Японолирион имеет много общего с тофилдией, но отличается синкарпным гинецеем, низбегающими рыльцами и числом хромосом (у тофилдии $2n=30$ или реже 60, а у японолириона $2n=26$) и их морфологией. Хотя Дж. Хатчинсон (1934) включает, правда со знаком вопроса, японолирион в тофилдию, в действительности эти два рода настолько отличимы, что их нельзя даже относить к одной трибе. По некоторым своим особенностям, в



Рис. 25. Мелантиевые.

Японолирион осенский (Japonolirion osense): *1* — общий вид; *2* — цветок; *3* — тычинка; *4* — плод; *5* — продольный разрез плода; *6* — семя.

частности по кариотипу, японолирион стоит гораздо ближе к нартециевым.

Относительно примитивен также род *ксерофиллум* (Xerophyllum, рис. 26, *1—4*), состоящий из 2 видов, распространенных в умеренных и теплых областях Северной Америки на сухих склонах и в сухих сосновых лесах. От толстого клубневидного деревянистого корневища отходит пучок длинных (до 50—80 см), узколинейных, жестких, заостренных, по краям шероховатых, ксероморфных листьев. Стеблевые листья более редкие и значительно более короткие. Цветки в густых кистях, беловатые или кремовые. Гинецей паракарпный, в поперечном разрезе трехлопастный, со свободными столбиками с низбегающими рыльцами. У обоих видов эпидерма плодолистика, включая внутреннюю поверхность их сросшихся краев, густо покрыта сосочковидными клетками. В каждом плодолистике 2 или 4 семязачатка. Коробочка локулицидная. Семена продолговатые, трехгранные, без придатков. Соматическое число хромосом $2n=30$, т. е. такое же, как у тофилдии, причем даже размеры хромосом у них одинаковы.

Наиболее известным представителем трибы нартециевых является *нартециум* (Narthecium) — небольшой род, насчитывающий всего 7 видов. Ареал его очень разорван. Три вида встречаются в Европе, в том числе *нартециум костоломный* (N. ossifragum, рис. 27), распространенный в Северной, Западной и Средней Европе (на востоке до Юго-Восточной Швеции). На Кавказе встречается лишь один вид — *нартециум Балансы* (N. balansae), произрастающий в альпийском поясе Западного Закавказья. Еще более оторван ареал *нартециума азиатского* (N. asiaticum), эндемичного для Японии (острова Хоккайдо и Хонсю). Наконец, два остальных вида нартециума распространены в Северной Америке, где *нартециум калифорнийский* (N. californicum) встречается от Юго-Западного Орегона до Центральной Калифорнии, а *нартециум американский* (N. americanum) — на юго-востоке США. Такой разорванный ареал типичен для многих родов, которые в третичное время были широко распространены в умеренной зоне северного полушария. Виды нартециума растут на влажных горных лугах, на болотах, вдоль ручьев и на влажных местах. От ползучего ветвистого корневища нартециума отходят расположенные двурядно линейные объемлющие приземные листья. Стеблевые листья короткие, немногочисленные. Цветки мелкие, желтые или желтовато-зеленые, снабженные линейными прицветничками, в кистях, в нижней их части иногда ветвящихся. Тычинки несколько короче околоцветника, с густо беловойлочно опушенными нитями. Гинецей синкарпный, по-

степенно вытянут в короткий, колонновидный столбик, заканчивающийся маленьким слегка трехлопастным рыльцем. Продолговатая многосемянная коробочка нартециума раскрывается локулицидно. Веретеновидные семена снабжены у обоих концов длинными нитевидными придатками. Наличие придатков на семенах сближает нартециум с тофилдией, а соматическое число хромосом (26 или 52) — с японолирионом. Пыльники, созревающие одновременно с рыльцем, превышают его примерно на 3 мм. Однако они находятся на таком расстоянии от рыльца, что спонтанное самоопыление сильно затруднено. Пахучие цветки нартециума посещают шмели, медоносные пчелы, одиночные пчелы из рода галиктус (Halictus) и мухи. Некоторые виды нартециума используют в декоративном садоводстве.

К нартециуму близок монотипный южноамериканский род *нитнерия* (Nietneria), встречающийся в Венесуэле и Гайане. От нартециума он отличается сегментами околоцветника, сросшимися у основания в трубку, которая, в свою очередь, приросла к основанию завязи (завязь, таким образом, нижняя) и тычинками, приросшими к трубке околоцветника. Рыльце маленькое, головчатое.

По числу и морфологии хромосом, как и по некоторым своим особенностям, к нартециуму близок род *алетрис* (Aletris, рис. 26, *5—10*), насчитывающий около 16 видов. Алетрисы распространены в Гималаях, в Ассаме (Индия), Тибете, континентальном Китае, на острове Тайвань, на островах Рюкю, в Японии, в Западной Малезии и в Северной Америке. Корневище алетрисов короткое, толстое, а приземные листья линейные или ланцетные. Цветки собраны в колосовидные кисти, белые, желтые или желтозеленые на очень коротких цветоножках или почти сидячие, с мелкими прицветниками и прицветничками. Сегменты околоцветника более или менее сросшиеся в колокольчатую или цилиндрическую трубку, редко почти свободные (японский *алетрис желто-зеленый* — A. luteo-viridis, рис. 26, *5—10*, иногда выделяемый в отдельный род *метанартециум* — Metanarthecium). Тычинки прикреплены к околоцветнику, обычно с короткими нитями. Завязь чаще полунижняя, редко лишь у самого основания приросшая к околоцветнику (алетрис желтозеленый), с колончатым столбиком, заканчивающимся 3-лопастным рыльцем. Семязачатки многочисленные. Коробочка локулицидная. Семена мелкие, в отличие от семян нартециума лишены придатков. Алетрисы чаще всего растут на горных лугах. Корневища их иногда употребляют для лечебных целей, а некоторые виды используют в декоративном садоводстве.

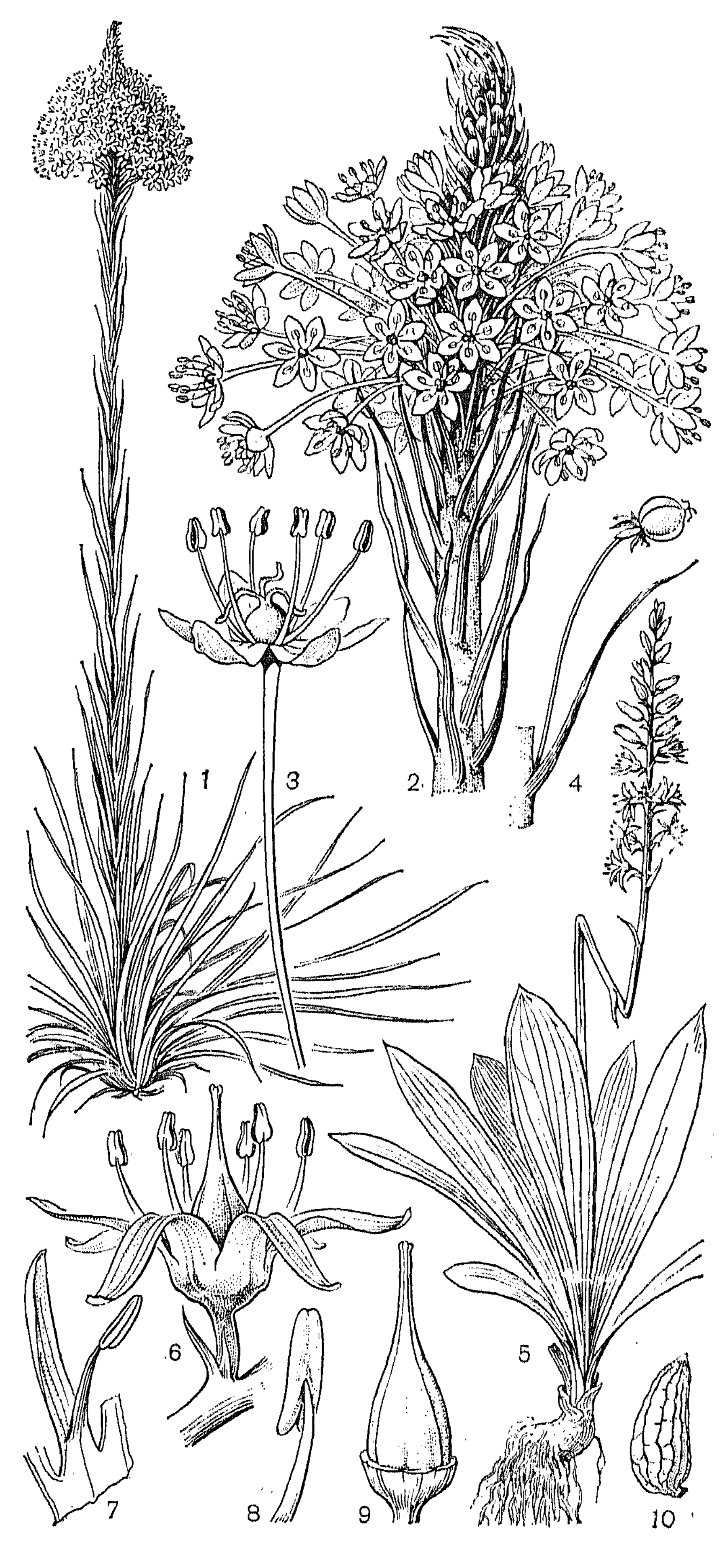


Рис. 26. Мелантиевые.

Ксерофиллум прочный (Xerophyllum tenax): *1* — общий вид; *2* — соцветие; *3* — цветок; *4* — плод. Алетрис желто-зеленый (Aletris luteo-viridis): *5* — общий вид; *6* — цветок; *7* — тычинка с сегментом околоцветника; *8* — тычинка; *9* — гинецей; *10* — семя.

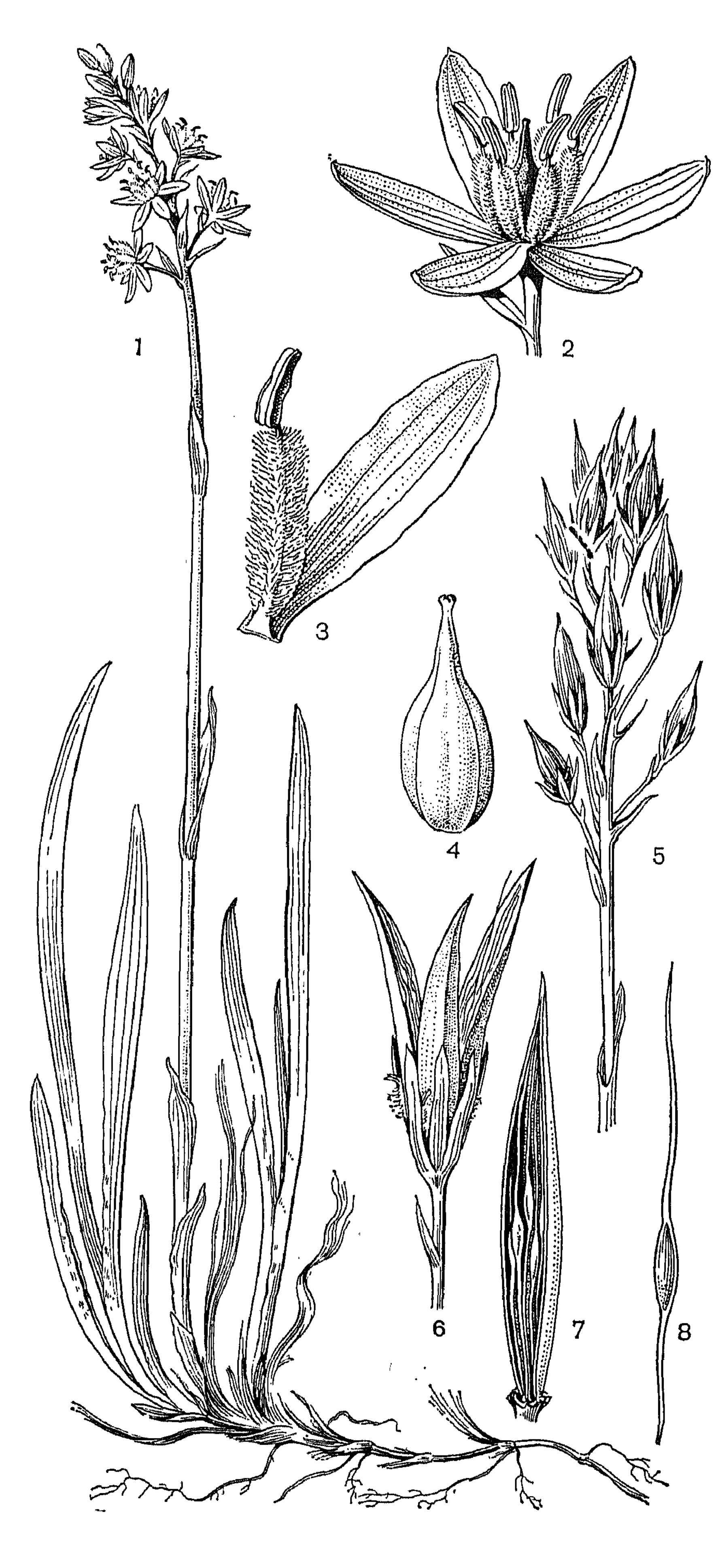


Рис. 27. Нартециум костоломный (Narthecium ossifragum):

1 — общий вид; *2* — цветок; *3* — тычинка и сегмент околоцветника; *4* — гинецей; *5* — часть стебля с плодами; *6* — плод; *7* — часть плода с семенами; *8* — семя.

С трибой тофилдиевых связана также триба *гелониевых* (Helonieae). Все они корневищные травы с приземными листьями, маленькими обоеполыми или редко однополыми цветками, собранными в кисти или в колосья, и с септицидными или чаще локулицидными коробочками. Одним из наиболее примитивных родов этой трибы является монотипный род *гелониас* (Helonias), произрастающий на болотах приатлантических областей Северной Америки. Для гелониаса характерны очень короткое клубневидное корневище, длинные приземные листья, высокий, полый стебель, заканчивающийся густой колосовидной кистью, пахучие, розовые цветки с узкопродолговатыми сегментами, длинные тычиночные нити, синие экстрорзные пыльники, свободные столбики, локулицидная коробочка и линейные семена, у обоих концов снабженные белыми придатками. Соматическое число хромосом 34.

По многим своим особенностям, в том числе по числу и морфологии хромосом, к гелониасу очень близок небольшой восточноазиатский род *гелониопсис* (Heloniopsis, рис. 28). К нему относятся 2 вида, встречающиеся на Сахалине, в Японии, на полуострове Корея и на острове Тайвань. В отличие от гелониаса столбики гелониопсиса сросшиеся, красные, с головчатым пурпурным рыльцем. Между каждой тычинкой и сегментом околоцветника находится глубокий кармашек, в глубине которого у основания сегмента расположены нектарники. Семена, как и у гелониаса, линейные, у обоих концов с придатками. Гелониопсисы растут в кустарниках и на лугах, иногда достигая высокогорного пояса. Они отличаются высокими декоративными качествами и нередко культивируются на каменных горках. Упомянем также очень близкий к гелониопсису род *ипсиландра* (Ipsilandra) с 5 видами, распространенными в Тибете, Западном и Юго-Западном Китае и Северной Бирме. От гелониопсиса отличается главным образом подковообразными пыльниками (у гелониопсиса они стреловидные).

К гелониевым близка небольшая триба *хионографисовых* (Chionographideae), заключающая всего 2 рода — *хионографис* (Chionographis, рис. 29) и *хамелириум* (Chamaelirium). Род хионографис (4 вида) встречается в Японии, на острове Чеджудо (расположен к югу от полуострова Корея) и в Южном Китае. Виды хионографиса чаще всего вчтречаются во влажных тенистых лесах и в горах вдоль ручьев. От короткого толстого корневища этих растений отходит розетка продолговато-яйцевидных или ланцетных листьев; стеблевые листья гораздо мельче и уже. Цветки собраны в колосья, мелкие, белые, слегка пахучие, лишенные прицветников, полигамные (обоеполые и мужские,

иногда только мужские), зигоморфные. Сегментов околоцветника 6—3, линейных, однонервных, очень неравных; верхние 4 или 3 значительно длиннее, а нижние 3 или 2 очень короткие или даже отсутствуют. Тычинок 6, с нитями, приросшими к основаниям сегментов околоцветника; пыльники прикрепленные основаниями, раскрываются по бокам. Характерны специализированные пыльцевые зерна, снабженные 4 поровидными апертурами. Завязь верхняя, округло-трехгранная, столбики свободные, линейные, с рыльцевой поверхностью на внутренней стороне. В каждом гнезде завязи по 2 семязачатка. Коробочка локулицидная. Семена веретеновидные, с коротким придатком на одном из концов. Соматическое число хромосом 24 или 42.

К хионографису близок монотипный род *хамелириум* (Chamaelirium), в своем распространении приуроченный к восточной части Северной Америки, где произрастает во влажных лесах и на болотах. Растение с клубневидным корневищем, многочисленными базальными листьями, несколькими стеблевыми листьями и рыхлой верхушечной колосовидной кистью однополых цветков. Цветки у хамелириума двудомные, светло-желтые, почти белые, без прицветников. Сегментов околоцветника 6, узколинейно-лопатчатых, одинаковых. Тычинок 6, с тонкими плоскими нитями и белыми экстрорзными пыльниками. Пыльцевые зерна с 4 округлыми апертурами. Завязь 3-гнездная, с многочисленными семязачатками; столбики свободные. Плод — локулицидная коробочка. Семена веретеновидные, окружены косым белым крылом. Корневище хамелириума используют для медицинских целей, а сам хамелириум имеет некоторое декоративное значение.

Последняя триба в подсемействе — собственно *мелантиевые* (Melanthieae), известная также под названием трибы *чемерицевых* (Veratreae). Все относящиеся к ней растения — многолетние травы с короткими корневищами или луковицами. В процессе эволюции луковица произошла из укороченного корневища, и поэтому луковичные мелантиевые являются (по крайней мере по этому признаку) эволюционно более подвинутыми. Стебли у мелантиевых облиственные, или же листья базальные. Цветки собраны в густые колосовидные соцветия, кисти или метелки, обоеполые или полигамные. Сегменты околоцветника свободные или почти свободные. Тычинок 6, свободных или прикрепленных к основаниям сегментов околоцветника. Пыльники прикреплены основаниями, экстрорзные. Пыльцевые зерна однобороздные, с сетчатой экзиной. Завязь у них верхняя, а столбики свободные или сросшиеся. Плод — септицидная коробочка. Семена узкие или крылатые.



Рис. 28. Гелониопсис японский (Heloniopsis japonica):
1 — общий вид; *2* — цветок; *3* — тычинка; *4* — гинецей; *5* — поперечный разрез завязи.

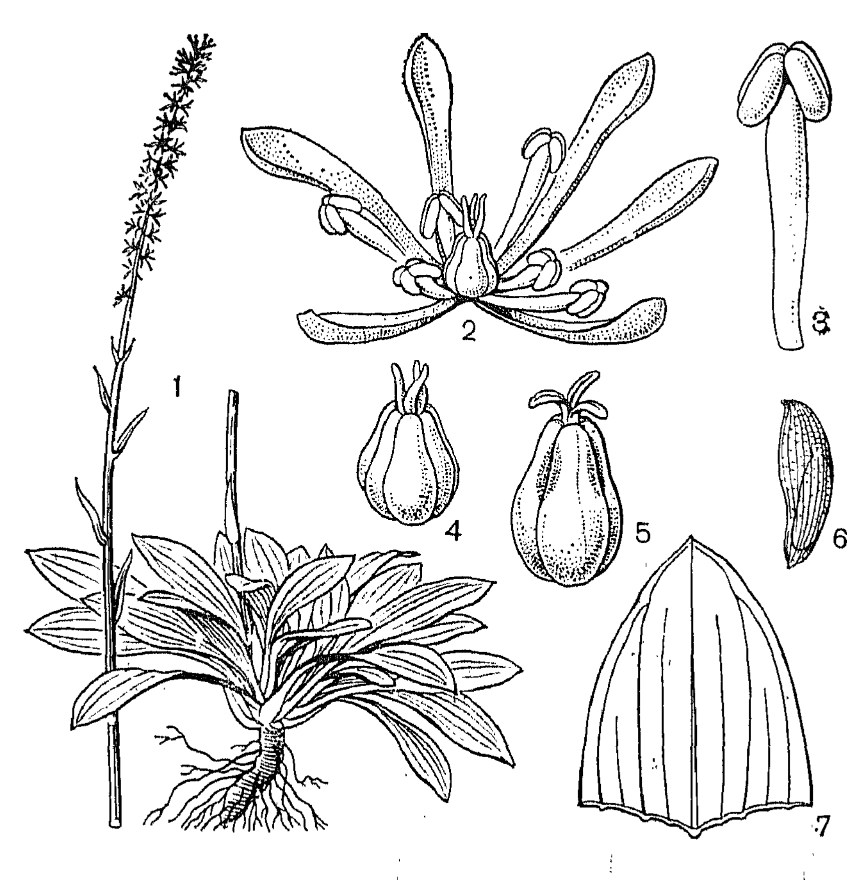


Рис. 29. Хионографис японский (Chionographis japonica):

1 — общий вид; *2* — цветок; *3* — тычинка; *4* — гинецей; *5* — плод; *6* — семя; *7* — часть листа.

Триба собственно мелантиевых распространена в северной умеренной зоне. Это довольно примитивная группа, которая, вероятно, происходит от ближайших предков современных тофилдиевых.

Род *чемерица* (Veratrum, рис. 30) — самый большой и наиболее примитивный в трибе мелантиевых. В него входит около 45 видов, распространенных главным образом в умеренных, реже в холодных областях северного полушария. Это высокие травы (иногда достигающие в высоту 2 м) с коротким, толстым, прямостоячим, подземным корневищем, от которого отходят кругами шнуровидные поперечно-морщинистые корни. Некоторые авторы, например немецкий ботаник А. Мейер (1882), подземный побег чемерицы считают промежуточным образованием между корневищем, клубнем и луковицей. На верхушке корневища ежегодно развивается крупная трехгранная верхушечная почка, окруженная мясистыми и перегнивающими влагалищами листьев. От верхней части корневища отходит несколько низовых колпачковидных листьев и значительно большее число зеленых листьев. Листья чемерицы складчатые (гофрированные), с сильно развитыми дуговидными жилками, с замкнутыми влагалищными основаниями. Тесно налегающие друг на друга, как бы вставленные друг в друга, листовые влагалища создают впечатление стебля, но это ложный стебель. Чемерица зацветает только на 16—30-й год жизни (М. П. Бахматова, 1980). Цветонос однолетний, полый, вверху опушенный. Соцветие чемерицы метельчатое, длиной до 60 см. Цветки на коротких цветоножках, мелкие, от беловатых, зеленоватых и зеленовато-желтых до желтых и темновато- или черновато-красных, колокольчатые или колесовидные, полигамные (нормальные обоеполые и более мелкие мужские на одном и том же растении). Сегменты околоцветника свободные, у основания снабженные нектарниками в виде 2 выступающих зеленых мозолей. Тычинки свободные, короче околоцветника, с сердцевидно-яйцевидными пыльниками. Основания тычиночных нитей и сегментов околоцветника приросли к основаниям плодолистиков и таким образом у чемерицы мы наблюдаем начальные стадии возникновения нижней завязи. Но вместе с тем гинецей у чемерицы довольно примитивный. Плодолистики, которые сидят здесь на коротких ножках, как у тофилдии, срастаются между собой только нижней частью, а верхние их части свободные и расходящиеся. Края плодолистиков лишь прижаты друг к другу и гистологически не сросшиеся, а столбики еще очень неясно отграничены от остальной части плодолистика и в верхней части с брюшной стороны открытые (поэтому на поперечном срезе они подковообразные). Плод представляет собой полусинкарпную многолистовку, раскрывающуюся септицидно (точнее, септицидно-вентрально). Семена чемерицы продолговатые, сплющенные, крылатые, разносятся ветром. Характерна четко выраженная протандрия. Сразу же после полного распускания цветков вскрываются пыльники наружного круга, а на следующий день также пыльники внутренних тычинок. На третий день после распускания цветка созревают рыльца, и столбики, прежде торчащие вверх, сгибаются наружу и вниз. Нектар и сильный (но малоприятный для человека) запах привлекают разных представителей отряда двукрылых, главным образом падальных и черных мясных мух (видов родов муха — Musca, каллифора — Calliphora, луцилия — Lucilia, саркофага — Sarcophaga и др.), а также маленьких жуков. Насекомые, посещающие цветки, находящиеся в мужской фазе, загружаются пыльцой, а когда они затем садятся на цветки со зрелыми рыльцами, расположенными теперь на том же самом месте, где прежде находились пыльники, то они неизбежно производят опыление. Виды чемерицы произрастают на пойменных, субальпийских и альпийских лугах, на лесных опушках и полянах, на берегах рек и озер, в кустарниковых зарослях, в разреженных лесах, а также в тундре.

Чемерицы — ядовитые растения, содержащие во всех своих частях, главным образом в кор-

ниях и корневищах, различные алкалоиды. Они вызывают тяжелые отравления и нередко гибель домашних животных, включая лошадей и птиц. Виды чемерицы относятся к числу самых ядовитых растений сенокосов и пастбищ. Настойка из чемерицы обладает инсектицидным действием и применяется в ветеринарии.

К чемерице близок род *мелантиум* (Melanthium), по имени которого названо все семейство. Он состоит из 2 видов, распространенных на востоке и юго-востоке Северной Америки. От чемерицы мелантиум отличается главным образом ноготковыми сегментами околоцветника и семенами, окруженными со всех сторон широким крылом. Цветки мелантиума, собранные в большую верхушечную метелку, полигамны (андромоноэция) и протандричны. У основания отгиба имеется плоская ложбинка с двумя желтыми нектарными железами. Цветки посещаются различными насекомыми, преимущественно мухами и жуками.

В отличие от чемерицы и мелантиума, являющихся корневищными растениями, все остальные мелантиевые характеризуются туникатными луковицами. Так как мы впервые в этой книге встречаемся с луковицами, то уместно сказать о них несколько слов. Как корневище, так и луковица представляют собой видоизмененные подземные побеги, служащие для запасания питательных веществ и воды, а также для вегетативного размножения. Но в то время как в корневище запасающей частью является утолщенный стебель, а листья сильно редуцированы, в луковице, напротив, редуцирован стебель, а запасные вещества и вода накапливаются или в разросшихся мясистых влагалищных основаниях обыкновенных зеленых листьев, как у мелантиевых, или же в специализированных мясистых чешуях, представляющих собой более или менее сильно видоизмененные низовые листья, как у многих других представителей порядка лилейных, например у видов рода лилия (Lilium). Луковицы трибы мелантиевых относятся, таким образом, к примитивному типу луковиц, из которого в процессе эволюции возникли другие, более специализированные его типы. Редуцированный стебель луковицы превращен в более или менее плоское, обычно дисковидное образование, называемое донцем. На верхушке донца расположена почка возобновления, а в пазухах листьев — боковые почки, из которых образуются дочерние луковички.

К числу луковичных представителей трибы мелантиевые относятся следующие роды: *амиантиум* (Amianthium монотипный род, встречающийся на востоке и юго-востоке США), *стенантиум* (Stenanthium, 4 вида на Сахалине, в Канаде, США и Мексике), *схенокаулон* (Schoe-

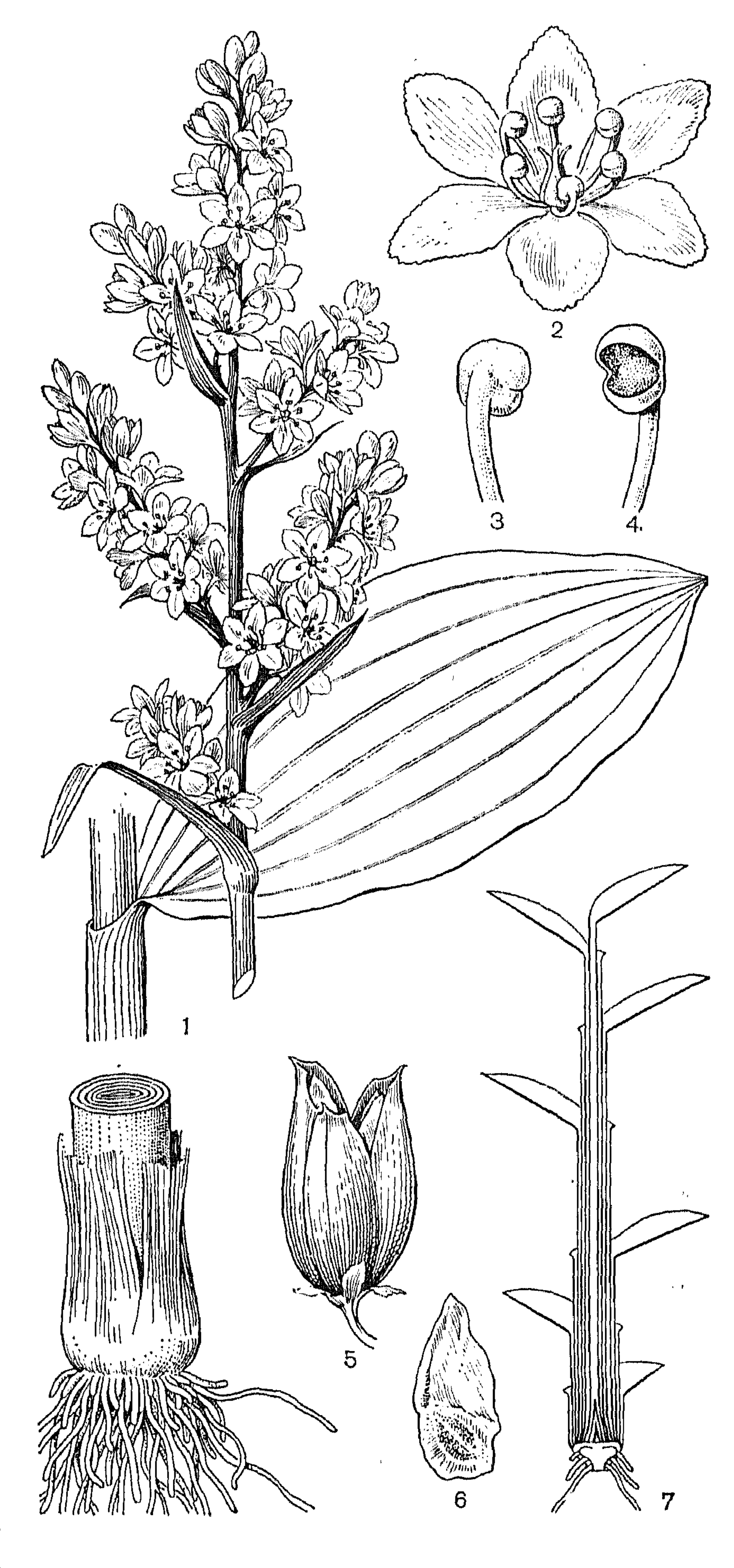


Рис. 30. Чемерица белая (Veratrum album):

1 — соцветие, лист и часть стебля; *2* — цветок; *3, 4* — тычинки; *5* — плод; *6* — семя; *7* — схема продольного разреза растения.

nocaulon, рис. 31, около 9 видов в Северной и Центральной Америке, в Южной Америке до Перу) и *зигаденус* (Zigadenus, рис. 31), около 15 видов, из которых 1 вид распространен на юге-востоке европейской части СССР, в Сибири, на Дальнем Востоке (кроме Камчатки, Сахалина и Курильских островов), на острове Рисири близ Хоккайдо, в Северном Китае, а все остальные — в Канаде, США и Мексике. В отличие от остальных родов зигаденус характеризуется наличием 1 или 2 зеленоватых нектарных железок близ основания каждого сегмента околоцветника (отсюда название рода от греч. zygon — пара и aden — железа). Почти все части зигаденуса ядовиты. Ряд видов, например североамериканский *зигаденус изящный* (Z. elegans), имеет декоративное значение.

Следующее подсемейство *безвременниковые*, или *колхиковые*, гораздо более разнообразно и в целом эволюционно более подвинуто, чем подсемейство мелантиевые. Оно состоит из 5 триб, из которых относительно наиболее примитивна триба *увуляриевых* (Uvularieae), обнаруживающая некоторые связи с тофилдиевыми. Это корневищные травы с облиственными стеблями и одиночными или немногочисленными верхушечными цветками. Околоцветник из 6 свободных или сросшихся сегментов. Тычинок 6, свободных; пыльники прикреплены основанием или спинкой, экстрорзные или интрорзные. Гинецей синкарпный, завязь верхняя, а столбики свободные или частично сросшиеся. Плод — локулицидная коробочка. Для некоторых родов характерно наличие трополоновых алкалоидов, из которых наиболее известен колхицин.

Основным родом трибы увуляриевых является *увулария* (Uvularia, рис. 32, *1—4*), состоящая из 5 видов, произрастающих в лесах на востоке Северной Америки, от полуострова Новая Шотландия до Флориды. Увуларии — изящные растения обычно с 1, реже 2 цветками, висящими на длинных цветоножках. Так как ветвление стебля увуларии симподиальное, то цветки кажутся боковыми или пазушными, но в действительности они верхушечные. Околоцветник узкоколокольчатый, желтый или зеленовато-желтый, с нектарными ямками у основания свободных сегментов. Завязь 3-лопастная, у *увуларии сидячелистной* (U. sessilifolia) — на ножке (примитивный признак). Столбики свободные или наполовину сросшиеся. Коробочка треугольная или трехкрылая, с полушаровидными семенами. Растут увуларии в широколиственных лесах и среди кустарников. Они опыляются пчелами и шмелями, а также жуками. Для увуларий характерно также самоопыление, особенно детально изученное у *увуларии крупноцветковой* (U. grandiflora, рис. 32, *1—4*). Рас-

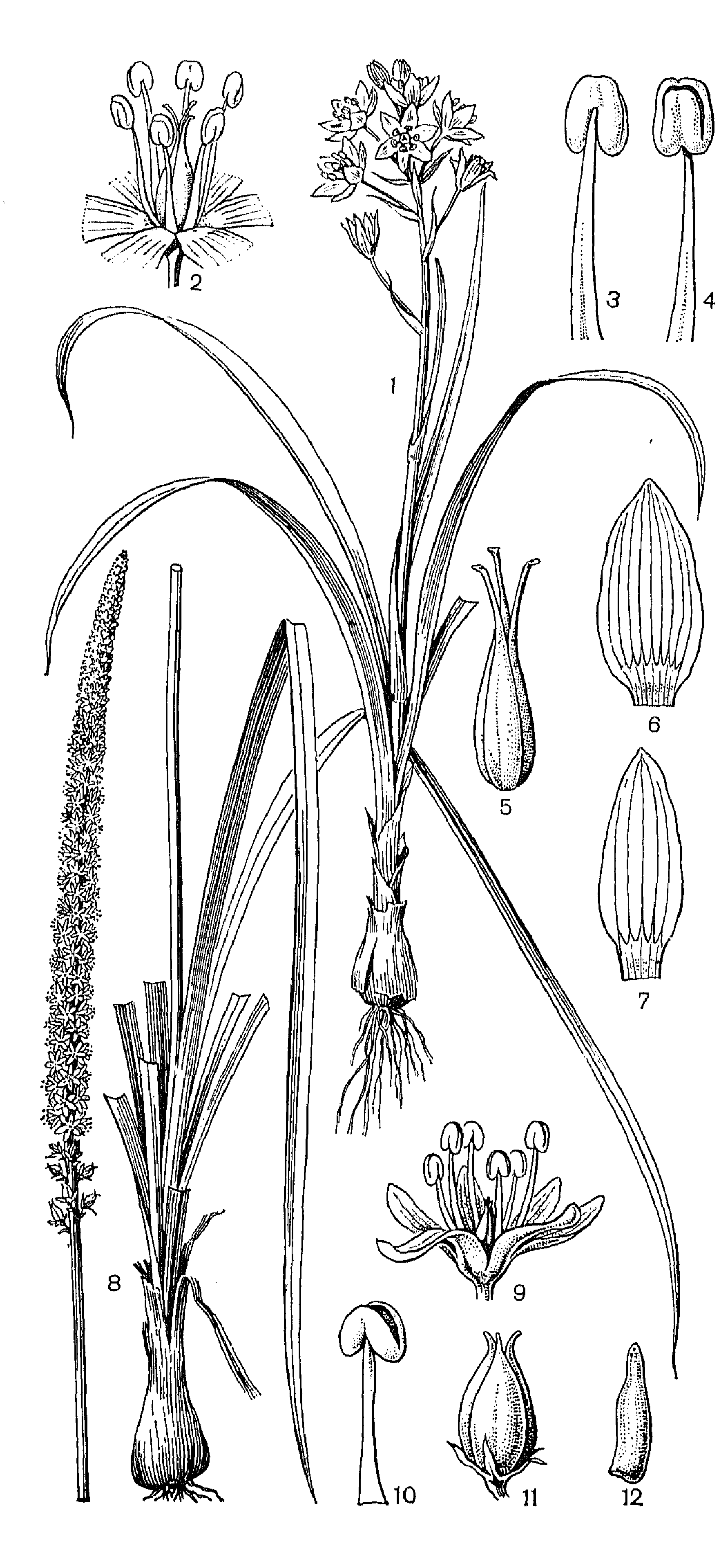


Рис. 31. Мелантиевые.

Зигаденус Фремонта (Zigadenus fremontii): *1* — общий вид; *2* — цветок; *3*, *4* — тычинки; *5* — гинецей; *6*, *7* — сегменты околоцветника. Схенокаулон лекарственный (Schoenocaulon officinarum): *8* — общий вид; *9* — цветок; *10* — тычинка; *11* — плод; *12* — семя.

положение пыльников по отношению к рыльцам таково, что при их раскрывании пыльца той половины пыльника, которая направлена внутрь, может пойти на самоопыление, в то время как пыльца наружу направленной половины может быть взята насекомыми даже после того, как совершилось самоопыление. Виды увуларии, особенно увулария крупноцветковая, очень красивы и разводятся как декоративные растения в тенистых местах. К этой же трибе относятся монотипные восточноавстралийские роды *крейсигия* (Creysigia) и *шелхаммера* (Schelhammera), а также, возможно, род *бурхардия* (Burchardia), состоящий из 3 видов, распространенных в Австралии и Тасмании.

Близкородственна увулариевым, но заметно более подвинута триба *глориозовых* (Glorioseae), к которой относится несколько очень известных декоративных растений. Корневища у глориозовых клубневидные, а листья часто снабжены усиковидными окончаниями. Цветки пазушные, обычно на длинных цветоножках, со свободными или сросшимися в трубку сегментами околоцветника. Тычинок 6, свободных, с экстрорзными пыльниками. Коробочка септицидная или локулицидная. У всех исследованных химиками представителей трибы обнаружены трополоновые алкалоиды, в том числе колхицин.

Наиболее известным родом этой трибы является *глориоза* (Gloriosa, от лат. gloria — слава), заключающая 5 очень близких видов, которые распространены в тропической и Южной Африке и в тропической Азии. Это высокие лазающие или низкие прямостоячие травы. Карликовые прямостоячие формы, встречающиеся в аридных областях Кении, Сомали и Эфиопии, лишь редко превышают в высоту 30 см, в то время как лазающие формы, произрастающие в менее засушливых условиях, иногда достигают более 5 м. У глориозы коленчатые клубневидные корневища и простые стебли. Листья все стеблевые, сидячие или почти сидячие, очередные (но иногда супротивные или мутовчатые на том же стебле), яйцевидные, обычно (особенно в самой верхней части высоких растений) заканчиваются усиковидным заострением, посредством которого глориоза может прикрепляться к стеблям и ветвям других растений. Цветки сосредоточены в верхней части стебля, довольно крупные, на длинных цветоножках. Сегменты околоцветника свободные, красные, оранжевые или желтые, зеленовато-желтые или чаще двуцветные, с базальным V-образным желтым пятном, а в остальной части оранжевые, красные или пурпуровые; в некоторых цветках желтая окраска бывает как у основания, так и по краям сегментов. В процессе цветения окраска околоцветника подвергается значительным изменениям, что делает глориозу особен-



Рис. 32. Мелантиевые.

Увулария крупноцветковая (Uvularia grandiflora): *1* — общий вид; *2* — часть цветка; *3* — тычинка; *4* — гинецей. Ифигения Оливера (Iphigenia oliveri): *5* — верхняя часть растения; *6* — цветок; *7* — продольный разрез завязи; *8* — плод; *9* — семя.

по декоративной. По краям сегменты обычно волнистые или даже курчавые, каждый с продольной складкой, в которой укрыт нектарник. Тычинки расходящиеся, с подвижными пыльниками, прикрепленными к нитям спинной стороной. Завязь с многочисленными семязачатками. Своеобразно устроен столбик глориозы. Он нитевидный, длинный и у основания согнут по направлению к оси завязи под прямым или даже почти острым углом. Столбики сросшиеся, заканчиваются тремя обычно короткими рыльцевыми ветвями, редко почти свободные. Коробочка глориозы кожистая, локулицидная, а семена шаровидные, мясистые, ярко-красные. Самым распространенным видом является *глиориоза великолепная* (G. superba), произрастающая в тропиках Африки и Азии.

По данным К. Краузе (1930) и С. Фогеля (1954), виды глориозы опыляются бабочками. Сильно удлиненные тычинки, снабженные качающимися пыльниками, и столбик, согнутый в сторону пыльников, задевают летящих бабочек, которые на лету высасывают нектар. О. Порш (1931) считал глориозу орнитофильной, но С. Фогель высказывает некоторые сомнения. Виды глориозы, особенно тропическая африканская *глориоза Ротшильда* (G. rothschildiana) и глориоза великолепная, относятся к числу наиболее красивых декоративных растений. Однако как корневища, так и надземные части глориозы очень ядовиты.

Близок к глориозе род *литтония* (Littonia), характеризующийся интересным географическим распространением. В роде 7 видов, распространенных в тропической и Южной Африке и на Аравийском полуострове. Это вьющиеся травы с маленьким клубневидным корневищем, снабженным короткими боковыми лопастями. Стебли обычно простые, прямостоячие или вьющиеся. Листья очередные и мутовчатые, с кончиками, оттянутыми в более или менее усиковидное образование. В отличие от глориозы пыльники прикреплены основаниями, столбик короткий и прямой, коробочка септицидная (по этим признакам литтония несколько менее подвинута, чем глориоза). Семена шаровидные, мясистые, на длинных семяножках. Как декоративное растение давно культивируется южноафриканская *литтония скромная* (L. modesta), на родине произрастающая среди кустарников и на лесных опушках.

Заслуживает упоминания также монотипный южноафриканский род *сандерсония* (Sandersonia), распространенный в Трансваале и Натале до востока Капской провинции и в Свазиленде. Растения этого рода — травы с маленьким клубневидным лопастным корневищем и простыми, облиственными стеблями. Цветки у них пазушные, висящие на длинных цветоножках. Сегменты околоцветника сросшиеся в кувшинчатую, короткую, 6-лопастную трубку, у основания с нектарной ямкой. Пыльники прикреплены основаниями, интрорзные. Завязь со многими семязачатками. Столбики свободные, с верхушечными рыльцами. Коробочка локулицидная. Семена шаровидные, с большой широкой семяножкой. Сандерсония нередко культивируется в оранжереях как декоративное растение.

К глориозовым близка триба *трициртисовые* (Tricyrtideae), состоящая из одного рода *трициртис* (Tricyrtis), объединяющего около 10—15 видов, распространенных в Восточных Гималаях, континентальном Китае, на Тайване и в Японии. Это короткокорневищные растения с прямым, обычно простым, облиственным стеблем и сидячими, иногда стеблеобъемлющими листьями. Цветки у них одиночные или в верхушечных или пазушных полузонтиках или пучках, довольно крупные, белые, желтые или кремовые, воронковидные или колокольчатые. Сегменты околоцветника свободные, на внутренней стороне обычно пятнистые, у основания внешних сегментов расположены нектарники в виде мешочка или реже короткой шпоры. Нити тычинок более или менее сросшиеся; пыльники прикреплены спинной стороной, экстрорзные. Завязь с многочисленными семязачатками; столбик колончатый, с 3—2-лопастными ветвями. Коробочка септицидная. Семена бурые или черные, плоские. Виды трициртиса произрастают в тенистых лесах. Иногда культивируются как декоративные растения.

Триба *ангвиллариевых* (Anguillarieae) включает 5 родов, распространенных исключительно в Южной и тропической Африке и Австралии (вместе с Тасманией), т. е. почти исключительно в южном полушарии. Это растение с облиственными стеблями, подземный запасающий орган которых представляет собой клубнелуковицу. Клубнелуковица — это укороченный и клубневидно утолщенный стебель, покрытый чешуями — остатками оснований прошлогодних листьев. На верхушке или вблизи основания клубнелуковицы образуется почка, из которой развиваются листья и цветки, а на нижней части формируются придаточные корни. В пазухах чешуй возникают новые клубнелуковицы или побеги. Ежегодно клубнелуковица заменяется новой. Цветки в кистях или колосьях, лишенные прицветников (большинство родов) или с прицветниками (*беометра* — Beometra), обычно обоеполые, редко однополые (*ангвиллария двудомная* — Anguillaria dioica). Сегменты околоцветника свободные или коротко сросшиеся, часто выше основания железистые. Тычинки с экстрорзными пыльниками. Завязь 3-гнездная, с многочисленными семяза-

чатками. Столбики свободные или коротко сросшиеся. Коробочка септицидная или реже локулицидная (ангвилларпя). На семенах вдоль рубчика имеется довольно хорошо развитый вырост (типа так называемой строфиолы). Семена обычно более или менее шаровидные. Характерно наличие колхицина. Роды *дипидакс* (Dipidax, 2 вида), *неодрегея* (Neodregea, 1 вид) и беометра (1 вид) распространены в Капской области; род *вюрмбея* (Wurmbea, около 25 видов) встречается в тропической и особенно в Южной Африке, а также в Западной Австралии, а ангвилларпя (3 вида) — в Австралии и Тасмании. Представители трибы ангвилларпевых культивируются очень редко.

К ангвилларпевым очень близка триба *ифигениевых* (Iphigenieae), состоящая из 3 родов. Это также клубнелуковичные травы с облиственными стеблями. Цветки на длинных цветоножках, собраны в кисти и, в отличие от ангвилларпевых, снабжены прицветниками. Сегменты околоцветника свободные. Тычинки с короткими нитями и экстрорзными пыльниками. Завязь обычно 3-гнездная, столбик с головчатым рыльцем или с 3 отогнутыми рыльцевыми ветвями (*ифигения* — Iphigenia, рис. 32, *5—9*). Коробочка локулицидная. Семена шаровидные, с хорошо развитым придатком типа строфиолы, что также сближает эту трибу с ангвилларпевыми.

Самым большим и, по-видимому, относительно самым примитивным является род ифигения, включающий около 12 видов, распространенных в Южной и тропической Африке, на Мадагаскаре, в Индии, Южном Китае, на Филиппинах, в Новой Гвинее и на острове Южном Новой Зеландии. Стебель ифигении простой. Нижние 1—3 листа с трубчатыми влагалищными основаниями или нитевидными пластинками, верхние же листья сидячие, низбегающие, расположенные близ цветка. Цветков 3—10, на согнутых вниз цветоножках. У очень редуцированной *ифигении новозеландской* (I. novae-zelandiae), высотой от 3 до 8, редко 10 см, цветки одиночные и верхушечные. Но этот вид вообще очень обособлен внутри рода ифигения. Сегменты околоцветника линейные, опадающие (у ифигении новозеландской, однако, остаются и вместе с тычинками сохраняются в засохшем состоянии у основания зрелой коробочки). Пыльники прикреплены к тычиночной нити основанием. Семязачатки многочисленные, и лишь у ифигении новозеландской всего около 8 семязачатков в каждом гнезде завязи, причем завязь чаще всего 2-гнездная. Столбики свободные до основания, с рыльцевой поверхностью на внутренней стороне. Насколько известно, цветки ифигении опыляются пчелиными. На семенах ифигении вдоль рубчика имеется довольно хорошо развитый вырост, который, возможно, служит для привлечения муравьев. Семена встречающейся в Индии *ифигении звездчатой* (I. stellata) содержат от 1,2 до 2% колхицина, т. е. в несколько раз больше, чем семена *безвременника* (Colchicum), что делает это растение исключительно важным источником этого ценного алкалоида.

К ифигении очень близка *кампториза* (Camptorrhiza), состоящая из 4 видов, распространенных в более северных районах Южной Африки, в Намибии, Ботсване, Зимбабве и Мозамбике. В отличие от ифигении сегменты околоцветника продолговатые, вогнутые, с завернутыми краями; короткие нити тычинок в середине шаровидно вздутые, пыльники подвижные, во время цветения — с горизонтально расположенными гнездами; столбики сросшиеся, с маленьким верхушечным рыльцем.

Но наиболее интересен третий род трибы — *орнитоглоссум* (Ornithoglossum), состоящий из 2 видов, произрастающих в засушливых областях Южной, Юго-Западной и тропической Африки. Для орнитоглоссума характерен остающийся околоцветник и свободные столбики, заканчивающиеся очень маленькими головчатыми рыльцами. Они опыляются пчелами (*орнитоглоссум зеленый* — O. viride) или мухами (*орнитоглоссум сизый* — O. glaucum). Оба вида протандричны. Сегменты околоцветника немного поникающих цветков орнитоглоссума зеленого загнуты кверху и назад, но иногда один сегмент остается направленным вперед. Сегменты цветков белые, но их края и капюшоновидные верхушки красно-фиолетового цвета. Тычинки, прикрепленные к основаниям сегментов околоцветника, загнуты книзу и вперед и до некоторой степени играют роль нижней губы цветка. После выпадения пыльцы из пыльников тычинки откидываются назад, а 3 рыльца занимают их место. Нектар находится в мешковидных складках в нижней части сегментов околоцветника и доступен только насекомым с удлиненным хоботком. Цветки орнитоглоссума сизого также поникающие, но, в отличие от предыдущего вида, они радиальносимметричные. Сегменты околоцветника все загнуты кверху. У основания они бледно-зеленые, а вытянутая в остроконечие верхушка коричневая. Нектарники в виде плоских ямочек с открыто расположенными каплями нектара. Расположение нектара, пыльников и рыльца приспособлено к опылению мухами (С. Фогель, 1954).

Наконец, последней трибой в подсемействе является триба *безвременниковых*, или *колхиковых* (Colchiceae). Подземные органы этих растений представляют собой клубнелуковицу, а листья собраны в розетку. Цветки пазушные



Рис. 33. Андроцимбиум мелантиевидный (Androcymbium melanthioides):

1 — общий вид; *2* — цветок; *3* — тычинка; *4* — гинецей.

или верхушечные. Сегменты околоцветника свободные до основания и с длинными ноготками, или же околоцветник сростнолистный, воронковидно-колокольчатый, с длинной цилиндрической трубкой и 6-раздельным отгибом. Тычинки прикреплены к околоцветнику, с интрорзными пыльниками. Пыльцевые зерна специализированного типа, 2-, 3- или 4-поровые. Нектарники расположены на тычиночных нитях (стаминальные). Гинецей синкарпный, большей частью со свободными, нитевидными столбиками, реже столбики сросшиеся и лишь наверху 3-раздельные (*брандушка* — Bulbocodium). Коробочка септицидная, с шаровидными семенами. На семенах имеются придатки такого же типа, как у ифигении.

Самый примитивный род этой трибы — *андроцимбиум* (Androcymbium, рис. 33) — занимает промежуточное положение между трибами безвременниковых и ифигениевых. Он заключает около 35 видов, распространенных главным образом в Южной и Восточной тропической Африке; 3—4 вида андроцимбиума встречаются в Макаронезии и в Средиземноморье (от Марокко и Юго-Восточной Италии до Синайского полуострова и Южной Сирии и Палестины). На территории Европы произрастает лишь один эндемичный вид — *андроцимбиум европейский* (A. europaeum), приуроченный к сухим скалистым местам между Альмерией и мысом Гата на крайнем юго-востоке Испании. Андроцимбиумы — травы с коротким, преимущественно подземным стеблем и глубокосидячей, асимметричной клубнелуковицей, покрытой твердой, кожистой, темно-коричневой туникой. Листья (2 или больше) с широким влагалищным основанием образуют розетку, которая обволакивает в виде покрывала соцветие. Цветков 1—6, собранных в верхушечное головчатое соцветие, напоминающее один цветок. Околоцветник белый или розовый, иногда с пурпурными жилками или пятнами. Сегменты околоцветника свободные, с длинным узким ноготком и эллиптическим или ланцетным отгибом. Тычинки прикреплены к основанию отгиба. Не полностью сросшиеся плодолистики постепенно вытянуты в столбики, заканчивающиеся маленьким рыльцем. Виды андроцимбиума приурочены к сухим местообитаниям. Опыляются они пчелиными или мухами. Цветки видов, опыляемых пчелами, издают приятный медовый запах, в то время как цветки видов, опыляемых мухами, пахнут неприятно. Нектар выделяется небольшой темно-красной железой, расположенной в нижней части или у основания тычиночной нити.

С родом андроцимбиум очень тесно связан род *мерендера* (Merendera, рис. 34), в котором около 15 или более видов, распространенных в Южной и Юго-Западной Европе и в Средиземноморской и Ирано-Туранской флористических областях. На востоке виды мерендеры достигают Пакистана и Пенджаба (Индия). Клубнелуковица мерендеры защищена одной или несколькими кожистыми или перепончатыми чешуями, вытянутыми на верхушке в более или менее длинную шейку, охватывающую нижнюю часть влагалища. Самая внутренняя чешуя представляет собой замкнутую тунику, облегающую всю клубнелуковицу, остальные представляют собой разорванные туники прошлых лет. Если снять все чешуи, то на верхушке прошлогодней клубнелуковицы можно видеть засохшие остатки оснований прошлогодних листьев, а снаружи сбоку место, от которого отходили прошлогодние корни. Новая клубнелуковица (клубнелуковица этого года, несущая зеленые листья и цветки) возникла у основания старой клубнелуковицы, но в результате асимметричного роста этой последней новая клубнелуковица оказывается втянутой глубже в почву. Рассматривая внимательно основание молодой клубнелуковицы этого года, можно заметить зачаток клубнелуковицы будущего года. Листья с замкнутыми влагалищами, которые полностью заключены в подземное влагалище видоизмененного низового листа. Цветки обычно появляются одновременно с листьями (реже раньше) и вместе с нижними частями листьев на ранних стадиях развития бывают заключены во влагалище низового листа. Цвет-

ки одиночные или собраны по нескольку в пучках, почти сидячие, распускаются сразу после таяния снега и поэтому на юге обычно называются «подснежниками». Околоцветник розовый или белый. Сегменты его свободные, с длинными узкими ноготками. В зеве иногда имеются зубчатые придатки, которые служат для скрепления соседних сегментов. Наличие длинных ноготков объясняется тем, что у этого типичного геофита вся нижняя часть цветка вместе с завязью и нижней частью столбиков находится в земле, иногда довольно глубоко. Только благодаря длинным ноготкам окрашенные отгибы сегментов околоцветника выносятся на поверхность. Тычинки прикреплены к основаниям отгиба.

От подземной завязи отходят свободные, длинные, нитевидные столбики, выносящие на поверхность мелкие головчатые рыльца. При плодах подземный стебель немного возвышается над землей, и тем самым развивающийся плод оказывается также над землей. Зрелая коробочка раскрывается у верхушки, а не по всей длине, что объясняется низким ее положением на поверхности почвы.

Как и другие представители трибы, виды мерендеры содержат алкалоиды, в том числе колхицин, а также мерендерин. Они локализованы главным образом в листьях, цветках и семенах. Особенно богаты ими семена. Количество алкалоидов в клубнелуковицах относительно небольшое, но к моменту плодоношения их содержание заметно увеличивается. Наибольшее количество колхицина содержится в незрелых семенах.

Одни виды мерендеры произрастают на сухих каменистых, песчаных или глинистых местах; другие предпочитают влажные горные склоны или альпийские луга. Большинство видов цветет весной или (высокогорные виды) в начале лета, но некоторые виды, как, например, эндемичная для Центральных Пиренеев *мерендера горная* (M. montana), цветут осенью.

Опыляется мерендера главным образом пчелами. По наблюдениям Ц. Р. Тонян (1949), у кавказско-переднеазиатской *мерендеры трехстолбиковой* (M. trigyna) наблюдается тенденция к однополости. Имеются две формы, связанные между собой переходами. Первая из них характеризуется двумя — четырьмя цветками, обычно широколанцетными сегментами околоцветника, нормально развитым гинецеем и нормально развитыми семязачатками, но относительно более мелкими пыльцевыми зернами с несколько более низким процентом прорастаемости (81%). Вторая форма характеризуется более низкими растениями с одиночными, редко двойными цветками, большей частью

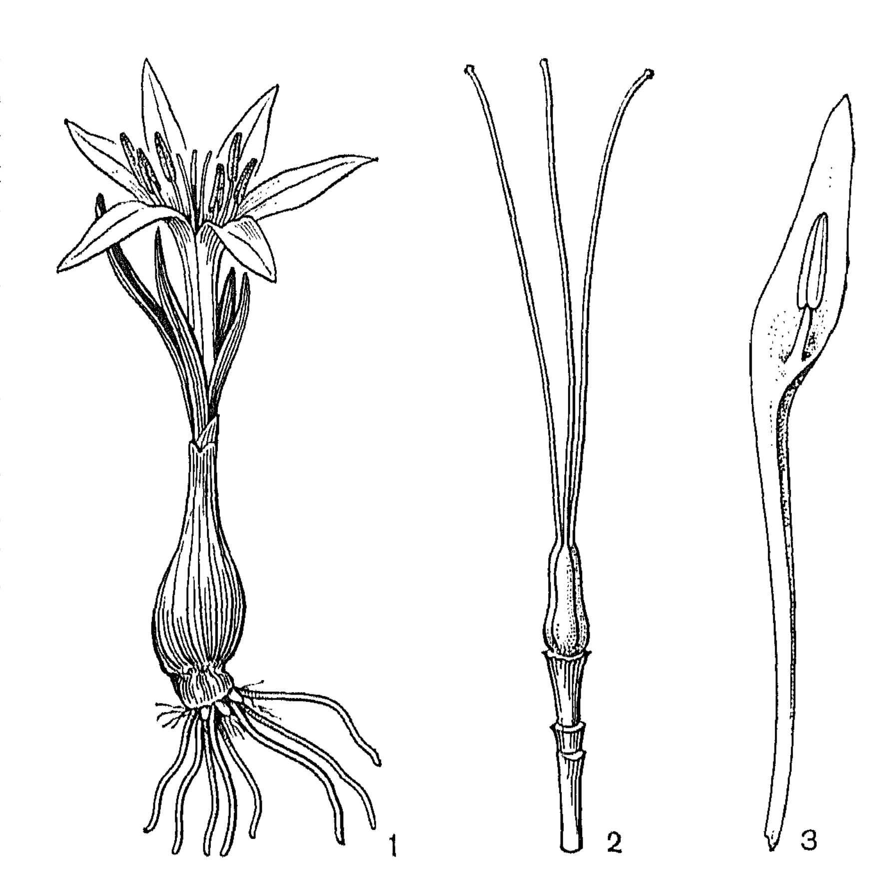


Рис. 34. Мерендера Эйтчисона (Merendera aitchisonii):
1 — общий вид; 2 — гинецей; 3 — тычинка.

узколанцетными лепестками, обычно редуцированной завязью (длиной 2 мм) с очень короткими столбиками (длиной 0,5 мм), рудиментарными семязачатками и несколько более крупными пыльцевыми зернами, характеризующимися 100-процентной прорастаемостью. Очевидно, мы имеем здесь дело с самыми начальными стадиями дифференциации на женские и мужские растения.

Несколько более специализирован небольшой род *брандушка* (Bulbocodium), состоящий из 2 видов, распространенных в Средиземноморье и в Европе (за исключением северных районов). От мерендеры брандушка отличается главным образом сросшимся, лишь наверху 3-раздельным столбиком и ноготками сегментов околоцветника, сложенными трубкой и связанными между собой при помощи зубцов, имеющихся с каждой стороны при основании отгиба. Виды брандушки растут на горных лугах (эндемичная европейская *брандушка весенняя* — B. vernum) или же в степях, среди кустарников, на сырых полянах, заливных лугах (*брандушка разноцветная* — B. versicolor). Характерна протогиния. Когда цветок только начинает распускаться, кончики сегментов околоцветника расходятся лишь на расстояние 15—20 мм друг от друга. На концах расходящихся лопастей столбика развиваются рыльцевые сосочки. Закрытые еще пыльники, расположенные плотно в 2 ряда, окружают тесным кольцом столбик ниже его свободных частей. Цветки

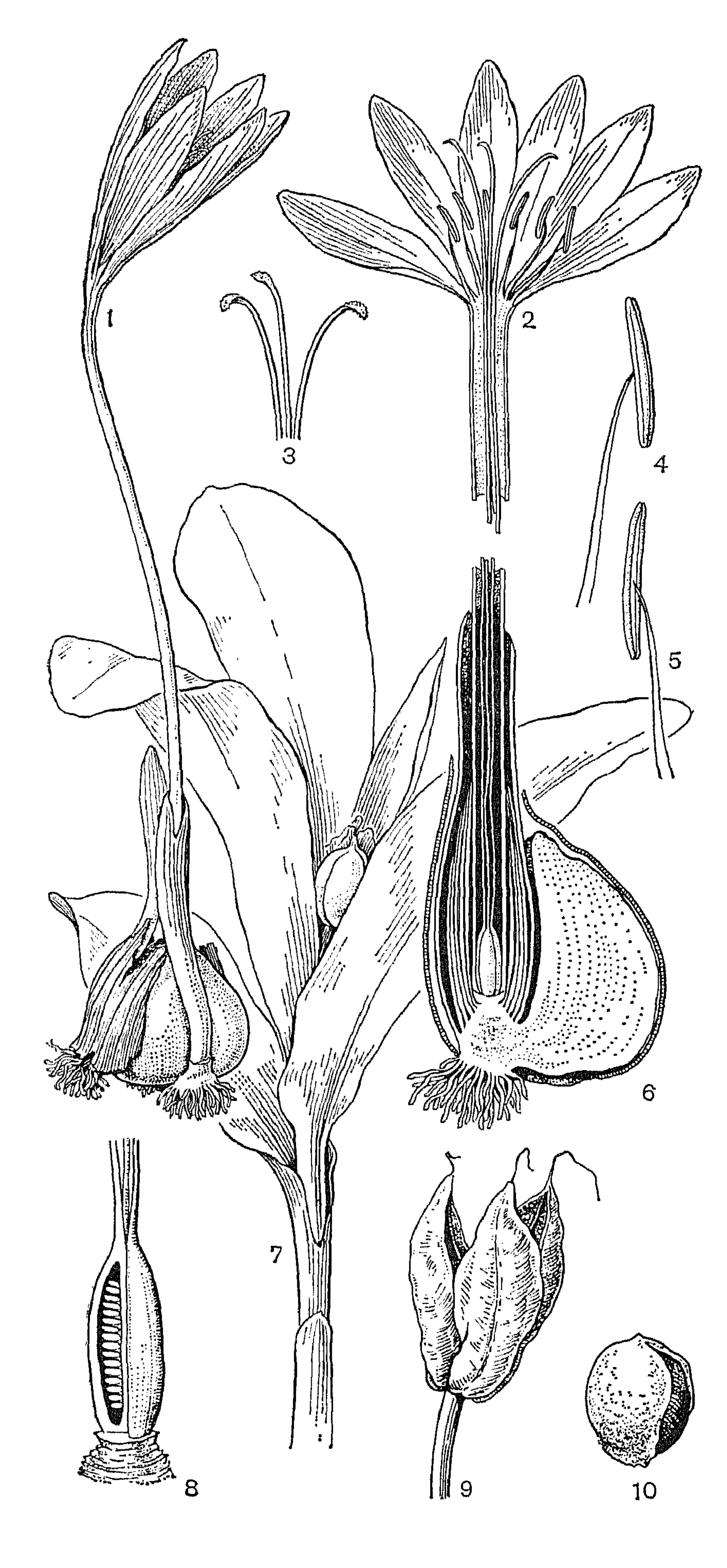


Рис. 35. Безвременник Борнмюллера (Colchicum bornmuelleri):

1 — общий вид; *2* — цветок в развернутом виде; *3* — трехлопастное рыльце; *4*, *5* — тычинки; *6* — продольный разрез клубнелуковицы; *7* — часть стебля с плодом; *8* — продольный разрез завязи; *9* — плод; *10* — семя.

издают в это время сильный медовый запах. Насекомые-опылители (преимущественно пчелы и шмели), имеющие свободный доступ к нектару, расположенному между тычиночными нитями и сегментами околоцветника, при посещении цветка легко касаются рылец. Если до этого они уже были на растениях, находящихся на более поздней мужской стадии, то производят перекрестное опыление. Позднее сегменты околоцветника расходятся дальше друг от друга, пыльники вскрываются и бывают покрыты пыльцой. Тем временем тычинки еще больше выставляются наружу. Сегменты околоцветника ниже места прикрепления к ним тычинок удлиняются, и пыльники тем самым приподнимаются. Так наступает мужская стадия.

Род *безвременник*, или *колхикум* (Colchicum, рис. 35), по которому названо подсемейство, один из самых больших в семействе, насчитывающий около 45 или более видов, распространенных в Средиземноморье, Европе (за исключением северных районов), Западной, Средней и Центральной Азии, Гималаях, Тибете. В отличие от трех остальных родов трибы околоцветник у безвременника сростнолистный, воронковидно-колокольчатый, с длинной цилиндрической трубкой. Листья и цветки заключены в перепончатое влагалище. Цветки одиночные или в пучках, снабжены маленьким прицветником и сидят на очень короткой ножке, пурпуровые, розовые, желтые или белые. Тычинки прикреплены в зеве околоцветника, три из них более короткие и три (внутренние) более длинные. Столбики свободные, нитевидные, полые, с булавовидными рыльцами. Завязь подземная. Клубнелуковица покрыта пленчатыми или кожистыми бурыми чешуями, которые обычно продолжены в более или менее длинную шейку, охватывающую нижнюю часть растения. Цветки и листья появляются более или менее одновременно весной — в первой половине лета (у высокогорных видов), или цветки появляются в конце лета или осенью, а листья и плоды — весной следующего года. Семена видов безвременника снабжены большим мясистым разрастанием, проходящим от халазы до микропиле вдоль рубчика. В зрелом семени оно сильно увеличивается и занимает большую часть поверхности семени. Это ариллоид, который, в отличие от настоящей элайосомы, лишен масла, но содержит крахмал и в зрелом состоянии выделяет на своей поверхности сахара в виде капель. Предполагают, что этот придаток семени служит для привлечения муравьев. Все органы растения очень ядовиты, так как содержат ряд алкалоидов, в том числе колхицин.

Виды безвременника произрастают в самых разных местообитаниях: на лугах и в степях,

на открытых каменистых склонах, под скалами, среди кустарников, в лесах (преимущественно горных). Цветки *безвременника осеннего* (C. autumnale) и других видов протогиничны и опыляются пчелами и, менее эффективно, многочисленными мухами. Оранжевый нектарник, который помещается немного выше места срастания тычиночной нити с сегментом околоцветника, выделяет нектар, заполняющий короткие желобки сегмента околоцветника, и защищен шерстистыми волосками. Так же как виды брандушки, безвременниковые очень декоративны и являются хорошим объектом для озеленения садов, парков и скверов весной и осенью.

СЕМЕЙСТВО КАЛОХОРТОВЫЕ (CALOCHORTACEAE)

К мелантиевым, особенно к подсемейству безвременниковых, стоит близко семейство калохортовые, включающие один род — *калохортус* (Calochortus, рис. 36). В этом роде около 60 видов, распространенных от южной Британской Колумбии (Канада) до Гватемалы, с наибольшей концентрацией видов в Калифорнии; в Северной Америке виды калохортуса распространены в западных областях, доходя на востоке до Западной Небраски и Дакоты.

Калохортусы — травы с туникатными луковицами, одетыми чешуями или реже с волокнисто-сетчатой оболочкой. У калохортуса наблюдается своеобразный способ погружения (заглубления) луковиц, обнаруженный М. В. Барановой (1981) у проростков изученных ею видов. По ее наблюдениям, почка возобновления проростка располагается на укороченном гипокотиле в полости влагалища семядоли. По мере развития проростка паренхимные клетки первичного корня и его верхней части под гипокотилем, так же как клетки влагалища семядоли, начинают постепенно разрушаться. Однако проводящий пучок, соединяющий влагалище семядоли с первичным корнем через гипокотиль, сохраняется и продолжает функционировать. Но самое замечательное заключается в том, что почка возобновления, которая, как на шнуре, закреплена в полости, образованной корнем и влагалищем семядоли, постепенно погружается в полость корня. При погружении почки пучок сверху натягивается, а снизу под нею ослабляется. В результате проводящий пучок принимает под почкой вид свободно сложенного петлями шнура. В дальнейшем, разрастаясь, почка возобновления рвет сухую оболочку влагалища и корня и освобождается от их покрова. Одновременно ссыхается и рвется проводящий пучок влагалища. Как показали наблюдения М. В. Барановой, в первый

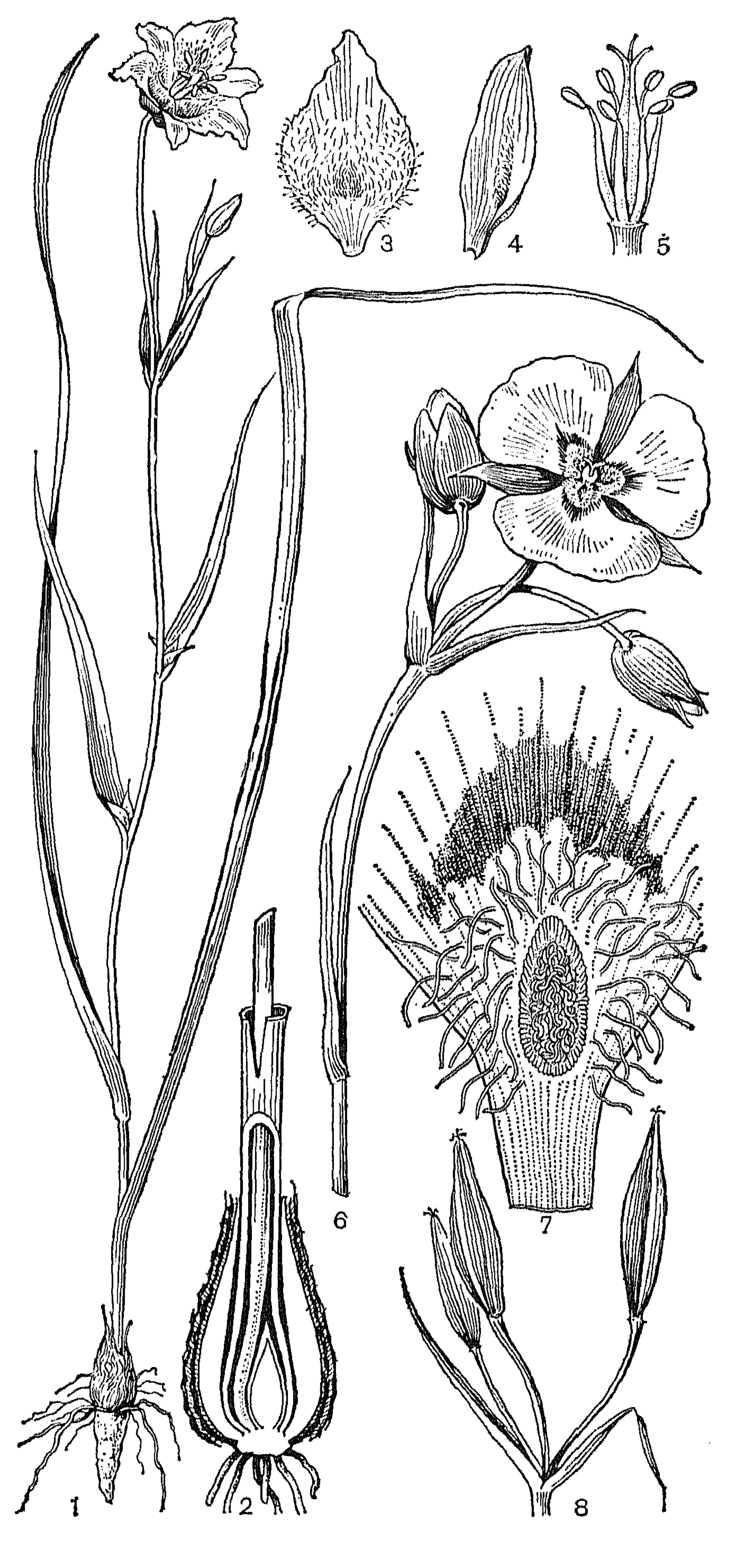


Рис. 36. Калохортус желтый (Calochortus luteus):

1 — общий вид; *2* — продольный разрез луковицы; *3*, *4* — лепестки; *5* — андроцей и гинецей; *6* — часть стебля с бутонами и цветком; *7* — часть лепестка; *8* — плоды.

год развития сеянцы видов калохортуса погружаются в почву на глубину до 13 см. Подобное же явление погружения было отмечено у нескольких видов безвременника и ириса.

Стебли калохортусов обычно ветвистые, высотой от 10 до 80 см, редко до 2 м. Листья немногочисленные, приземные и стеблевые, линейные. Устьица аномоцитные. Цветки крупные, верхушечные, одиночные или собраны в зонтиковидное соцветие: Околоцветник колокольчатый или звездчатый, из 6 свободных сегментов, обычно более или менее ясно дифференцированных на чашелистики и лепестки, редко все сегменты лепестковидные, как у мексиканского *калохортуса Хартвега* (C. hartwegii). Чашелистики от яйцевидных до узколанцетных, обычно более или менее зеленые, у основания обычно пятнистые; лепестки крупнее и шире, различной окраски, клиновидные или ноготковые, более или менее волосистые, с нектарной ямкой при основании, часто с 1 или 2 пятнами над ямкой. Тычинок 6, расположенных в 2 ряда, короче околоцветника; пыльники прикрепленные основаниями, раскрывающиеся латерально. Пыльцевые зерна 1-бороздные. Гинецей из 3 плодолистиков, синкарпный (по-видимому, вторичносинкарпный, возникший в результате срастания выпяченных внутрь постенных плацент); завязь верхняя, 3-гнездная, на поперечном сечении треугольная или трехкрылая (крылья развиваются вдоль средней жилки плодолистиков), с сидячим рыльцем. Семязачатки многочисленные, анатропные и битегмальные. Эндосперм нуклеарный. Плод— септицидная коробочка, трехгранная или трехкрылая, от линейной до шаровидной. Семена многочисленные, с линейным зародышем средних размеров.

Виды калохортуса встречаются в самых различных местообитаниях, от тепло-умеренной до тропической зоны. Они произрастают как в аридных условиях, так и в горных лесах и на лугах, поднимаются до субальпийского и реже альпийского пояса.

Еще известный бельгийский ботаник Б. Ш. Ж. Дюмортье (1829) выделил род калохортус в отдельное семейство, которое, однако, вплоть до последнего времени редко кем признавалось. Обычно калохортус включают в подсемейство *лилейные* (Lilioideae) семейства *лилейные* (Liliaceae). Однако от лилейных калохортус отличается многими существенными признаками. Как показала М. С. Кейв (1941, 1953), у калохортуса зародышевый мешок нормального типа, в то время как у всех родов подсемейства лилейных он типа фритиллярии. Но, как указали еще Ф. Буксбаум (1937) и К. Шнарф (1949), калохортус отличается от типичных лилейных также способом раскрывания коробочки, строением семени, прорастанием, размером фуникулуса, формой краев плодолистиков в столбике, основным числом хромосом ($n = 6, 7, 8, 9, 10$) и анатомией листа, а также многоклеточной эпидермой верхушки нуцеллуса (Р. Берг, 1960). Как указывает Р. Берг, имеется гораздо больше общего между калохортусом и подсемейством мелантиевые (в нашем понимании семейство мелантиевые). Но и от мелантиевых он отличается достаточно большим числом признаков, включая целый ряд эмбриологических признаков (Р. Берг, 1960). Поэтому, следуя Хуберу (1969), лучше всего рассматривать калохортус как представителя самостоятельного семейства калохортовые.

Ряд видов калохортуса представляет интерес в качестве бордюрных растений и особенно для каменных горок, а иногда также как комнатные растения.

СЕМЕЙСТВО ЭРРЕРИЕВЫЕ (HERRERIACEAE)

Семейство эррериевые, состоящее из 2 родов и около 10 видов, распространено в южном полушарии и имеет разорванный ареал: род *эррерия* (Herreria) с 8—9 видами встречается в субтропической и тропической Южной Америке, а род *эррериопсис* (Herreriopsis) с единственным видом *эррериопсисом изящным* (H. elegans, рис. 37) обитает на острове Мадагаскар.

Эррериевые — травянистые многолетники с прямостоячим или вьющимся стеблем, иногда снабженным небольшими шипами, и с клубневидным корневищем. Сосуды с лестничной перфорацией имеются в корнях и в стебле. Узкие, линейные или ланцетные кладодиевидные жесткие листья с частым жилкованием собраны в боковые пучки на сильно укороченных побегах. По данным М. А. Барановой (1982), устьица эррериевых аномоцитные. Соцветия расположены в пазухах мелких, почти чешуевидных прицветников и представляют собой редкие кисти или метелки. Цветки обоеполые, на более или менее длинных цветоножках с маленькими прицветничками. Сегментов околоцветника 6, свободных, у эррерии равных и отгибающихся, а у эррериопсиса внешние сегменты линейные и внизу коленчато изогнутые (рис. 37, *б*), внутренние — обратноланцетные, в основании расширенные и опушенные ресничками, вверху голые. В основании сегментов околоцветника эррериопсиса расположены нектарники. Тычинок 6, свободных или сросшихся в основании; тычиночные нити тонкие, у эррерии они короткие, у эррериопсиса нити длиннее сегментов околоцветника, и прикрепленные спинкой интрорзные пыльники заметно возвышаются над околоцветником. Пыльники вскрываются продольной щелью. Пыльцевые зерна однобороз-



Рис. 37. Эррериевые.

Эррерия звездчатая (Herreria stellata): *1* — часть растения с плодами и цветками; *2* — цветок (2 тычинки срезаны, видны семязачатки); *3* — плод; *4* — семя. Эррериопсис изящный (Herreriopsis elegans): *5* — часть растения с пучками листьев и соцветием; *6* — цветок; *7* — раскрытая коробочка; *8* — семя.

ные. Гинецей синкарпный; завязь нижняя, 3-гнездная с 3—6 (у эррерии) или многочисленными (у эррериопсиса) анатропными семязачатками в каждом гнезде. Столбик у эррерии короткий, с трехлопастным рыльцем (рис. 37,*2*); у эррериопсиса столбик длинный, с маленьким головчатым рыльцем. Плод эррериевых — локулицидная 3-гнездная коробочка, позднее вскрывающаяся септицидно, содержит от 3—6 до многочисленных (у эррериопсиса) семян. Семена черные, мелкие, плоские, с относительно большим крылом (рис. 37, *4*, *8*). Зародыш маленький, прямой, цилиндрический, окруженный обильным эндоспермом.

Мелкие желтоватые цветки эррерии, хотя и невзрачны, необычайно ароматны. Обладают приятным запахом также и красные или желтые цветки эррериопсиса, к тому же они еще содержат и нектар. И хотя сведений об опылении эррериевых нет, можно с уверенностью предположить, что они опыляются насекомыми. Цветут эррерии в феврале — марте, а эррериопсис изящный начинает цвести во время сухого сезона на Мадагаскаре, когда на растении еще нет листьев, которые появляются в период сезона дождей.

Снабженные крылом легкие семена эррериевых распространяются ветром. Упавшие на землю семена могут вместе с комочками почвы разноситься на ногах животных или человека.

Род эррерия был назван в честь испанского ученого и агронома XVI в. Габриэля де Эрреры. Среди видов эррерии наиболее известна *эррерия сарсапарилловая* (Herreria salsaparilha), произрастающая в дождевых лесах Юго-Восточной Бразилии в штатах Баия и Минас-Жерайс. Местные жители используют эту лиану с шершавым колючим стеблем, достигающим 4-метровой длины, в народной медицине. Они называют ее «сарсапариллой». Следует отметить, что это название в Латинской Америке относится к растениям нескольких семейств, эти растения представляют собой более или менее колючие лианы и обладают сходными лечебными свойствами. В Перу и на севере Чили растет *эррерия звездчатая* (H. stellata, рис. 37, *1—4*)— изящное растеньице с мелкими, звездчатообразно расположенными сегментами околоцветника. Широко распространена в Парагвае, Уругвае, Северной Аргентине и Восточной Бразилии *эррерия монтевиденская* (H. montevidensis) — лиана с гладким стеблем и кистями прямостоячих цветков.

На юго-западе Мадагаскара по берегам рек, на сухих холмах и по побережью озера Кинкони довольно часто встречается эррериопсис изящный с красивыми алыми цветками или его разновидность — *эррериопсис желтоцветковый* (Herreriopsis elegans var. luteiflora). Он растет на сухих песчаных, известняковых или

каменистых почвах. Клубни эррериопсиса сладковатого вкуса, но содержат токсические вещества, тем не менее их очень любят и безо всякого вреда для себя едят дикие кабаны. Местное население использует клубни эррериопсиса в народной медицине.

СЕМЕЙСТВО ЛИЛЕЙНЫЕ (LILIACEAE)

Это семейство содержит 45 родов и около 1300 видов, распространенных в умеренных областях Евразии, Африки и Северной Америки с немногочисленными представителями в горах тропической Африки и Южной Америки.

Лилейные — многолетние травянистые луковичные растения. Самое высокое из них — гималайский вид *кардиокринум гигантский* (Cardiocrinum giganteum) — достигает 4 м, а самое маленькое — южноафриканский *литантус крохотный* (Litanthus pusillus): его высота вместе с луковицей величиной с горошину составляет всего 25 мм. Среди лилейных известно два эпифита. Это *родокодон ургинеевидный* (Rhodocodon urgineoides) на острове Мадагаскар и *лилия древесная* (Lilium arboricola) в Восточной Азии. Но и у них имеется луковица, скрытая в моховом покрове ствола дерева.

Строение луковиц, способы образования замещающей луковицы и дочерних луковичек и способы их заглубления у лилейных очень разнообразны. Обычно заглубление луковиц происходит с помощью особых втягивающих (контрактильных) корней, толстых и сочных. По мере высыхания они сжимаются (укорачиваются) в вертикальном направлении, втягивая за собой луковицу, часто на значительную глубину. У *тюльпанов* (Tulipa) замещающая луковица втягивается с помощью столона заглубления, внутри которого она находится. Луковицы лилейных многолетние, состоящие из нескольких годовых циклов, или однолетние, ежегодно возобновляющиеся. И те и другие составлены одними листовыми или одними низовыми чешуями или сочетанием тех и других; чешуи могут быть широкими, замкнутыми или не замкнутыми, иногда узкими (черепитчатыми). Кроме сочных запасающих листовых и низовых чешуй, могут быть пленчатые влагалищные чешуи, чаще замкнутые, верхушка которых находится на поверхности и охватывает основание зеленых листьев. У однолетних луковиц к концу сезона вегетации все чешуи отмирают, а в старых оболочках остается новая замещающая луковица, заложившаяся ранее у основания цветоноса. У многолетних луковиц часть чешуй отмирает, поэтому в луковице накапливаются чешуи за несколько лет или годовых циклов. В годичном цикле у разных видов имеется определенное соотношение одних и других чешуй. Наиболее древним типом считаются крупные, почти наземные многочешуйчатые луковицы, составленные только листовыми чешуями; наиболее подвинутыми, специализированными — малочешуйчатые, ежегодно возобновляющиеся, глубоко залегающие. Луковица, представляющая собой специализированный побег, имеет два типа ветвления: моноподиальное и симподиальное. Определить тип ветвления можно лишь на ранних стадиях развития побега. У моноподиальной луковицы зачаток первого листа почки возобновления обращен к цветоносу брюшной стороной, а у симподиальной луковицы — спинной (рис. 38, *5*, *6*).

Надземные цветоносные стебли бывают облиственные и безлистные — стрелки, или цветоносы. В последнем случае все листья собраны в приземном пучке (базальные). Листья цельные, чаще ланцетные или линейные, иногда сердцевидные и на черешках (роды *кардиокринум* — Cardiocrinum и *дримиопсис* — Drimiopsis), обычно с параллельным жилкованием.

Цветки от мелких до крупных, одиночные или собраны в верхушечные соцветия, обычно кисти. Прицветники обычно мелкие, неокрашенные, иногда они в виде крупных зеленых листьев собраны на верхушке стебля (некоторые виды *рябчика*, или *фритиллярии* — Fritillaria, род *эвкомис* — Eucomis). Цветки обоеполые, обычно актиноморфные, реже несколько зигоморфные, как, например, у кардиокринума и некоторых видов из родов *камассия* (Camassia), рябчик, *бельвалия* (Bellevalia), *мускари* (Muscari) и *лашеналия* (Lachenalia). Околоцветник венчиковидный, из 6 сегментов в 2 кругах; сегменты свободные или сросшиеся в трубку; сегменты наружного круга обычно незначительно отличаются от сегментов внутреннего круга. Нектарники примитивные, расположены в основании сегментов околоцветника (тепальные,рис.39,40) или септальные (рис.43).Тычинок 6, расположенных в 2 круга. Нити тычинок прикреплены к основанию сегментов или к трубке околоцветника, свободные или сросшиеся; пыльники прикреплены к тычиночным нитям спинкой или основанием и вскрываются обычно продольной щелью, интрорзные. Пыльцевые зерна однобороздные. Гинецей состоит из 3 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, с многочисленными или несколькими обычно анатропными семязачатками. Цветки лилейных часто ароматные, с большим количеством нектара, опыляются различного рода насекомыми, а некоторые — птицами. Плод — локулицидная коробочка. Семена плоские или шаровидные.

По способу распространения семян лилейные чаще относятся к баллистам, у которых семена

распространяются посредством метания. Непременным условием для такого способа рассеивания семян является прямостоячий, упругий к моменту плодоношения стебель, который раскачивается от ударов ветра или каких-либо других агентов и выбрасывает семена, подобно снарядам из древних осадных орудий. Для многих лилейных — баллистов характерны резкие изменения положения цветоножек к моменту плодоношения, так называемые карпотропические изгибы, когда горизонтальные или загнутые вниз цветоножки изгибаются дугообразно или под прямым углом кверху, придавая коробочке строго вертикальное положение, что препятствует самопроизвольному высыпанию семян. Баллисты этого типа нередко имеют дисковидные семена с анемохорными приспособлениями. Они плоские, окружены крыловидной тонкой каймой и легко разносятся ветром (баллисты-анемохоры). У некоторых лилейных семена растаскивают муравьи. В стеблях или цветоносах у этих видов слабо развита механическая ткань. В отличие от баллистов, у которых стебли высыхают и деревенеют, стебли мирмекохоров при плодах слабеют и полегают. Семена этих растений имеют нежные и сочные придатки — элайосомы, образованные крупными паренхиматическими клетками, богатыми жирными маслами, которые легко отделяются от семян и поедаются муравьями.

Семейство лилейные состоит из двух резко очерченных подсемейств: собственно *лилейные* (Lilioideae) и *пролесковые* (Scilloideae). Пролесковые некоторые авторы, например Р. Дальгрен (1975, 1980), рассматривают как самостоятельное семейство *гиацинтовые* (Hyacinthaceae).

Подсемейство собственно *лилейные* (Lilioideae) имеет 10 родов (примерно 470 видов), относящихся к 4 трибам. Представители подсемейства встречаются только в северном полушарии. Луковицы у них составлены низовыми чешуями, так как базальные листья отсутствуют, за исключением рода кардиокринум и нескольких видов лилий. Цветоносный стебель облиственный. Сегменты околоцветника свободные, а нектарники тепальные. Пыльники прикреплены спинкой, качающиеся (триба лилейных) или прикреплены основанием, вращающиеся вокруг оси (трибы тюльпановых и гейджиевых). Нити тычинок свободные. Семена обычно плоские. Из анатомических признаков характерно отсутствие угловых клеток эпидермы. Рафиды оксалата кальция отсутствуют. Характерно наличие алкалоидов, и по химическому составу эта группа гомогенная (К. Вильямс, 1975). Однородность группы подтверждается и серологическими данными (В. С. Чупов и Н. Г. Кутявина, 1980).

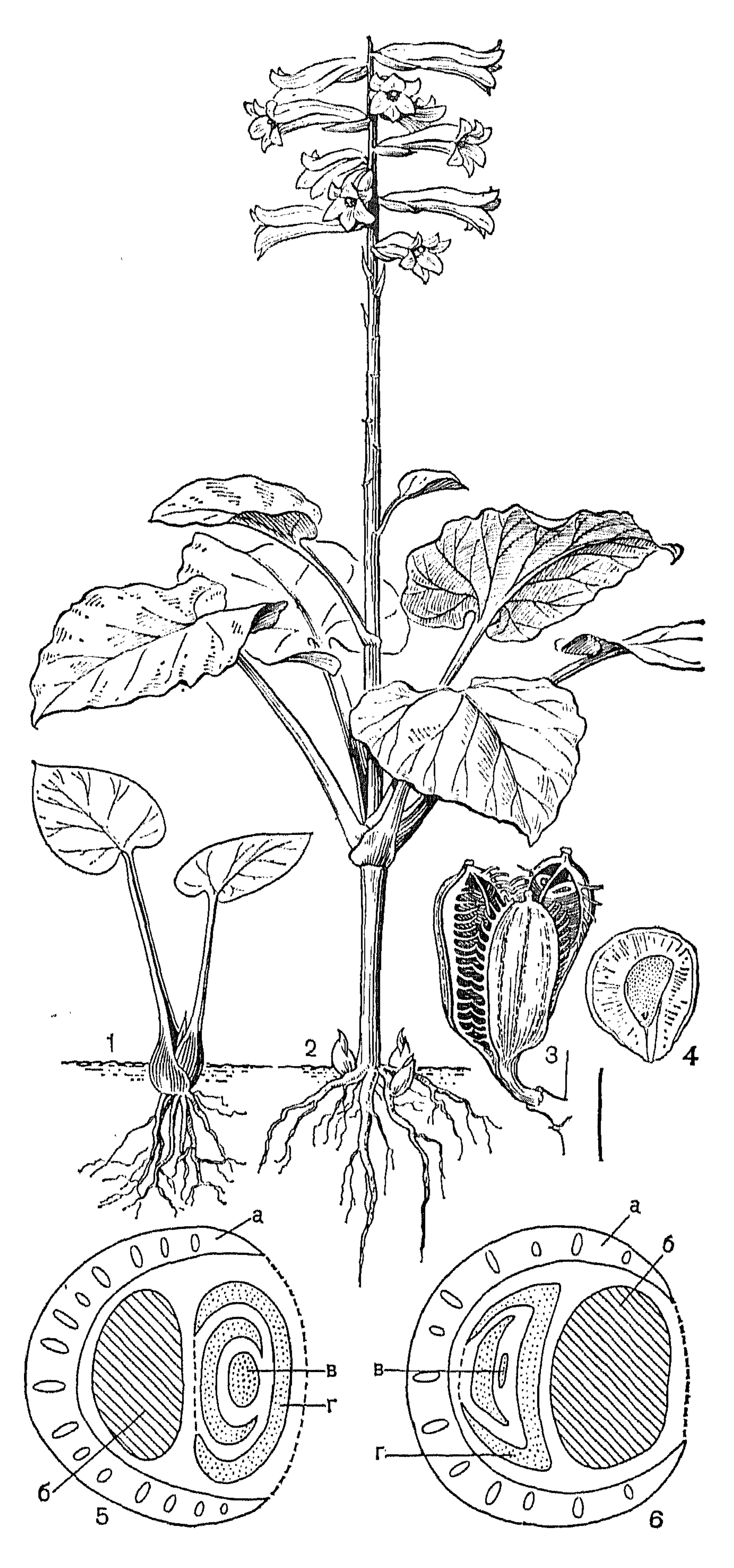


Рис. 38. Кардиокринум сердцевидный (Cardiocrinum cordatum) и два типа луковиц у лилейных:

1 — молодое (ювенильное) растение с луковицей; *2* — цветущее растение; *3* — плод; *4* — семя; *5* — моноподий (*а* — влагалище последнего внутреннего листа, *б* — цветонос, *в* — почка возобновления, *г* — зачаток первого листа почки); *6* — симподий (обозначения те же).

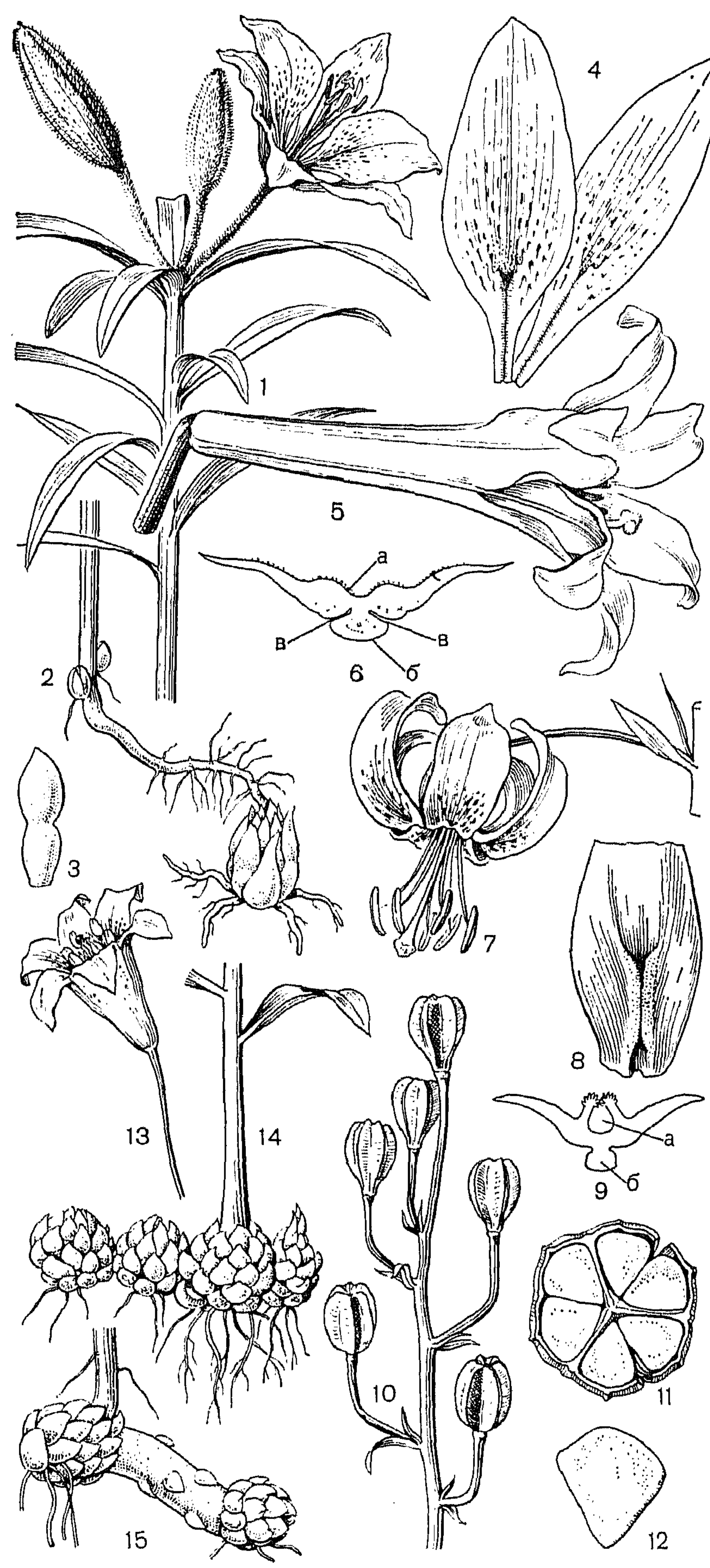


Рис. 39. Лилии.

Лилия даурская (Lilium pensylvanicum): *1* — общий вид; *2* — подземная часть; *3* — чешуя луковицы; *4* — сегменты околоцветника. Лилия длинноцветковая (L. longiflorum): *5* — цветок; *6* — поперечный срез сегмента околоцветника в нижней части (*а* — нектарная канавка, *б* — вырост центральной жилки, *в* — выемки, куда плотно входят края наружных сегментов). Лилия кудреватая, или саранка (L. martagon): *7* — цветок; *8* — нижняя часть внутреннего сегмента с внутренней стороны, на которой находится нектарная канавка, прикрытая кожными складками; *9* — поперечный срез сегмента (обозначения те же); *10* — стебель с коробочками — «канделябр»; *11* — поперечный разрез коробочки; *12* — семя. Лилия малая (L. parvum): *13* — цветок; *14* — плагиотропные луковицы. Лилия канадская (L. canadense): *15* — столон с замещающей луковицей.

Триба *лилейных* (Lilieae) объединяет 5 родов, центром развития которых является Восточная Азия. Здесь целиком сосредоточены древние роды кардиокринум и *номохарис* (Nomocharis), а также наиболее древние представители родов *лилия* (Lilium), *нотолирион* (Notholirion) и рябчик. В Восточной Азии сохранились промежуточные звенья между родами — виды с признаками обоих родов. У представителей трибы лилейных луковицы составлены незамкнутыми низовыми (кроме родов кардиокринум и нотолирион) чешуями, специализированных покровных чешуй нет. Коробочка прямостоячая, семена плоские, дисковидные, с крыловидной каймой, распространяемые по способу баллистов.

Род *кардиокринум* (Cardiocrinum) насчитывает 3—4 вида, произрастающих в Гималаях, Китае и в Японии. Ранее его рассматривали как секцию или подрод рода лилия, однако совершенно отличный жизненный цикл, иное строение луковицы, черешковые сердцевидные листья с сетчатым жилкованием и несколько зигоморфные цветки подтверждают его родовую самостоятельность. Эти травы высотой 1,5—4 м являются монокарпиками, т. е. цветут и плодоносят единственный раз, после чего все растение отмирает. Луковица кардиокринума образована разросшимися основаниями черешков листьев; она не имеет покровных чешуй, находится почти на поверхности почвы и на свету приобретает темно-зеленый цвет (рис. 38, *1*). Когда начинает расти цветоносный стебель, чешуи луковицы, расходуя на него питательные вещества, постепенно высыхают, так что к моменту цветения луковицы уже не существует. У основания стебля остаются лишь дочерние луковички, образовавшиеся в пазухах чешуй материнской луковицы. Обычно листья у кардиокринумов только стеблевые, которые собраны в ложную мутовку; у кардиокринума гигантского имеется приземная розетка и стеблевые листья очередные. Листовые пластинки достигают в диаметре 30—45 см, длина черешков около 16 см. Цветки в числе от 4 до 24 на коротких цветоножках, горизонтальные, трубчатые, длиной 12—15 см, с опадающими прицветниками, белые, снаружи зеленоватые, ароматные. Коробочка по краям растрескавшихся гнезд имеет характерные для представителей трибы лилейных выросты эпидермы в виде зубчиков (рис. 38, *3*). Семена снабжены широким (до 5 мм) крыловидным краем (рис. 38, *4*). В роде, по мнению одних авторов, 3 вида, по мнению других — 4, так как *кардиокринум Глена* (C. glehnii), встречающийся на Сахалине и Курильских островах, часто присоединяют к японскому виду *кардиокринум сердцевидный* (C. cordatum). Абориге-

ны острова Хоккайдо получают из луковиц этого растения пищевой крахмал. Все виды рода — высокодекоративные растения.

В роде *лилия* (Lilium) от 80 до 100 видов, широко распространенных в умеренной зоне северного полушария. Виды рода распространены на территории между 68° с. ш. (низовья реки Енисея) и 11° с. ш. (Южная Индия). Наиболее протяженный ареал (от Португалии до верховьев реки Лены в Сибири) у самого северного вида лилий — *саранки*, или *лилии кудреватой* (L. martagon), которая имеет несколько разновидностей с цветками различной окраски. Большинство видов встречается в предгорьях и горных районах, в лесах, в субальпийском высокотравье вдоль ручьев, на заболоченных местах или открытых травянистых склонах. Особенно богат видами лилий (около 40) Западный Китай, Юго-Восточный Тибет и Северная Бирма.

Луковицы лилий многолетние, черепитчатые (чешуи незамкнутые и узкие), составлены низовыми чешуями. Лишь у нескольких видов в луковице имеются еще и листовые чешуи. Чешуи цельные или членистые, обычно в числе 8—40, но иногда их может быть 100—120, как, например, в луковице *лилии Кессельринга* (L. kesselringianum, табл. 6, *3*), достигающей в диаметре 25 см и состоящей из 7 годичных циклов. По местонахождению почки возобновления и направлению роста побега у лилий различают ортотропные и плагиотропные луковицы (М. В. Баранова, 1981). У ортотропных луковиц почка возобновления расположена у основания цветоносного стебля, рост нового побега идет в вертикальном направлении и замещающая луковица формируется внутри материнской. У плагиотропных луковиц почка возобновления находится в пазухе нижележащих чешуй, рост нового побега идет в горизонтальном направлении и замещающая луковица располагается сбоку от материнской. Если плагиотропная луковица имеет несколько годичных побегов, она приобретает вид цепочки из нескольких луковиц, как, например, у *лилии малой* (L. parvum, рис. 39, *14*) и некоторых других эндемичных видов западного побережья Северной Америки. Если же, кроме замещающей луковицы, имеются еще и дочерние, то образуется гнездо, которое с годами может увеличиваться до нескольких сотен луковиц, как, например, у *лилии леопардовой* (L. pardalinum). У некоторых видов замещающая луковица выносится за пределы материнской на толстом столоне, как у *лилии канадской* (L. canadense, рис. 39, *15*) и других видов восточного побережья Северной Америки. От донца луковицы у лилий отходят многочисленные и сильные многолетние разветвленные корни. Некоторые из корней или их верхние участки являются втягивающими. Многие виды имеют корни на подземной части цветоносного стебля, над луковицей. Они дополнительно питают мощный цветущий стебель.

Стебель у лилий обычно прямостоячий от основания, но у некоторых восточноазиатских видов он сначала как бы блуждает под землей и может появиться на поверхности на расстоянии 60 см от луковицы. Листья обычно стеблевые, в ложных мутовках или очередные, обычно без черешков, лишь у нескольких видов имеются базальные листья (*лилия белоснежная* — L. candidum и др.). Цветки горизонтальные и трубчатые (как у *лилии длинноцветковой* — L. logniflorum, рис. 39, *5*), прямостоячие и кубковидные (как у *лилии даурской*, названной при первоописании по недоразумению *лилией пенсильванской* — L. pensylvanicum, рис. 39, *1*), поникшие и чалмовидные (как у саранки, рис. 39, *7*). На форме околоцветника и основана традиционная система рода. Сегменты околоцветника варьируют у различных видов по форме, размеру и окраске. У большинства лилий и наружные и внутренние сегменты имеют нектарники в виде желобка или канавки, которая может быть открытой и голой (лилия длинноцветковая), закрытой с двух сторон кожными складками (саранка, рис. 39, *8*) или окаймленной сосочками (*лилия Генри* — L. henryi, табл. 4, *3*). У *лилии луковиценосной* (L. bulbiferum), встречающейся в Центральной Европе, на концах листьев и у бутонов на кончиках внешних сегментов расположены примитивные экстрафлоральные нектарники, где весной выделяется сахаросодержащая жидкость, привлекающая муравьев (Е. Рицек, 1974). С наружной стороны сегментов у лилий имеются выросты центральной жилки, разной формы у различных видов (рис. 39, *6*). В выемку между выростом жилки и спинкой внутренних сегментов плотно входят края наружных сегментов, в результате чего трубка околоцветника не распадается. Пыльники прикреплены к нитям спинками, качающиеся. Столбик значительно выше цилиндрической завязи. Рыльце головчатое, 3-лопастное.

Цветки лилий опыляются бабочками или мотыльками. Саранку, например, опыляют преимущественно ночные бабочки-бражники, а иногда также дневные бабочки. Приманкой для первых служит усиливающийся к ночи аромат цветков, для вторых — грязно-пурпуровый с темными пятнышками околоцветник. Нектарный желобок длиной 10—15 мм, с многочисленными мелкими выростами-сосочками имеет на наружном конце вход шириной 1 мм. Порхающий бражник, просовывая свой тонкий длинный хоботок в нектарник, касается брюшком,

вымазанным пыльцой другого растения, сначала выдвинутого рыльца, а затем покрытых пыльцой пыльников. Так как во время цветения столбик у лилий изгибается вверх настолько, что рыльце соприкасается с двумя верхними тычинками, возможно и самоопыление цветков. У лилии белоснежной самоопыление исключено, так как столбик не изгибается и рыльце находится на 20—25 мм выше пыльников. Лилия малая, встречающаяся на альпийских лугах в горах Сьерра-Невады в Калифорнии, имеет характерные орнитофильные трубчатые, от оранжевых до темно-красных тонов цветки, опыляемые колибри. Однако колибри кормятся часто и на энтомофильных цветках, например *лилии Гумбольдта* (L. humboldtii). Стебель с коробочками у лилий имеет вид канделябра. Коробочки бескрылые или крылатые, с многочисленными дисковидными семенами в каждом гнезде.

Лилии хорошо размножаются и вегетативно: дочерними луковичками, которые образуются в пазухах чешуй материнской луковицы; чешуями или их члениками, а также луковичками-бульбочками, которые образуются на надземной части стебля в пазухах листьев (у лилии луковиценосной) или на подземной части стебля в зоне стеблевых корней.

Лилии — первоклассные декоративные растения, и начало их культуры восходит к далекому прошлому. Древнейшая из культивируемых лилий — лилия белоснежная, известная также как лилия Мадонны, лилия Благовещения, в диком состоянии встречается кое-где в Ливане, Палестине и Сирии на известняковых скалах, среди средиземноморской растительности. Ее разводили и до сих пор разводят из-за красивых и ароматных цветков и для получения эфирного масла и лекарственных препаратов. Первые изображения этой лилии встречаются на Критских вазах и фресках начиная с 1750 г. до н. э., а затем у древних ассирийцев, египтян, греков и римлян. Древние римляне считали, что после розы нет цветка более прекрасного, чем лилия. От древних римлян лилия попала в завоеванные ими страны Европы. В раннем средневековье ее выращивали монахи в монастырях сначала как лекарственное растение. Белизна ее цветков считалась символом правды, чистоты и непорочности, поэтому у ранних христиан цветки лилии белоснежной стали атрибутами девы Марии—богоматери. Начиная с эпохи итальянского Возрождения и ранней фламандской живописи в картинах на библейский сюжет «Благовещение» изображался архангел Гавриил, приносящий мадонне белую лилию. Карл Линней, давший ботаническое название этой лилии, следовал латинским поэтам, которые начиная с Вергилия (70—19 гг. до н. э.) называли ее белоснежной. С XVI в. в культуру ввели и другие виды лилий. С конца XVIII в. начались работы по гибридизации. В начале XX в. с нахождением в Западном Китае *лилии царственной* (L. regale) значительно увеличивается число сортов лилий, достигшее теперь 2000. В Восточной Азии лилии разводят как овощную культуру, ради съедобных луковиц. Использовали в пищу и луковицы сибирских видов. В луковице лилии даурской обнаружены сердечные гликозиды. В народной медицине использовали и луковицы саранки, которая, согласно старой сибирской легенде, возникла из сердца казачьего атамана Ермака, погибшего в 1585 г. в бою с ханом Кучумом на реке Иртыш.

В роде *нотолирион* (Notholirion) 5 видов, которые встречаются в Восточной и Западной Азии на высокогорных лугах. Три из них приурочены к Восточной Азии. *Нотолирион Томсона* (N. thomsonianum) произрастает в сравнительно сухих областях, на солнечных склонах от Центральных Гималаев до Северо-Западного Афганистана. Самый западный вид — *нотолирион Коэ* (N. koeiei) — найден на горных болотах хребта Загрос в Западном Иране. Виды нотолириона — монокарпические растения, которые отличаются от лилий строением луковицы и отчетливо 3-раздельным рыльцем. Луковица нотолириона состоит из влагалищ базальных листьев и низовых чешуй, в пазухах которых образуются дочерние луковички, остающиеся в земле после отмирания растения. Покровными чешуями служат сухие основания листьев. Листья базальные и стеблевые. Цветки трубчатые или колокольчатые, иногда немного зигоморфные, протандричные (табл. 5, *1*). В основании сегментов околоцветника имеется нектарная ямка, как у видов рябчика. Семена мелкие, бескрылые.

Представители рода *номохарис* (Nomocharis) встречаются на высокогорных лугах или пастбищах в Восточной Азии. В роде, по-видимому, около 6 видов. Ранее к роду номохарис присоединяли виды с признаками и лилий и рябчика, которые теперь относят к роду лилия (С. Лян, 1980). Луковицы у номохариса такого же строения, как и у лилий, но цветки совершенно плоские, блюдцевидные (табл. 5, *2*). Сегменты околоцветника широко распростертые от основания, с пятнышками. Основания внутренних сегментов и тычиночные нити темноокрашенные и образуют заметный «глазок» в центре цветка. Наружные сегменты обычно без нектарников. В основании внутренних сегментов в середине темного пятна имеется короткий нектароносный желобок, от которого веерообразно расходятся складки ткани. Тычиночные нити с мясистым цилиндрическим или кеглевидным

основанием и игловидной верхушкой. Столбик почти равен по высоте завязи.

Виды номохариса и нотолириона — декоративные растения.

Род *рябчик*, или *фритиллария* (Fritillaria), насчитывает около 100 видов, распространенных так же, как лилия, в северном полушарии. Часть видов, близких лилиям, встречается в лесах Восточной Азии. Бо́льшая часть наиболее подвинутых видов сосредоточена в Западной Азии. В отличие от остальных родов трибы, имеющих длительный период вегетации, рябчики — типичные эфемероиды. Луковицы их ежегодно возобновляются, составлены низовыми чешуями, покровных чешуй обычно не имеют. У представителей подрода *лилиориза* (Liliorhiza) луковицы черепитчатые, рыхлые, с многочисленными мелкими чешуями. У *рябчика камчатского* (Fritillaria camschatcensis, рис. 40, *7*) и других лесных восточноазиатских видов этой секции чешуи сильно вздутые и похожи на зерна риса. Они легко отделяются от донца и укореняются, имитируя луковички-детки. На самом деле это разбухшие основания низовых чешуй, у которых верхняя часть осталась тонкой и отсохла, о чем свидетельствует рубец. Замещающая луковица у этих видов выносится наружу на толстом столоне. Втягивающих корней у них нет, и луковицы залегают у поверхности почвы. Подавляющее большинство рябчиков имеет луковицы, составленные 1—4 мясистыми широкими чешуями, причем у видов типового подрода луковицы полутуникатные, из 2—3 несросшихся или едва сросшихся чешуй, а у видов подрода *петилиум* (Petilium), подрода *терезия* (Theresia) и у *рябчика Северцова* (Fritillaria sewerzowii) луковица туникатная, из 1—4 массивных, сросшихся целиком или наполовину чешуй (М. В. Баранова, О. И. Захарьева, 1981). У этих растений аридных местообитаний луковица покрыта высохшими чешуями прошлых лет. Многочисленные втягивающие корни способны втянуть луковицу на глубину 25 см и таким образом защитить почку возобновления от высыхания. Замещающая луковица образуется внутри материнской. Стебли у рябчика с очередными или мутовчатыми листьями. Прицветные листья прямостоячие, иногда многочисленные (*рябчик императорский* — F. imperialis, табл. 7, *1*), иногда спирально закрученные (*рябчик русский* — F. ruthenica, рис. 40, *8*). Цветки одиночные или их несколько, иногда до 30 (*рябчик персидский* — F. persica), собранные в кисть или зонтик (мутовка). Околоцветник актиноморфный или зигоморфный (подрод *ринопеталум* — Rhinopetalum), обычно колокольчатый, у некоторых видов с шахматным рисунком. На внутренней стороне сегментов в их основании имеются нектарные ямки (рис. 40, *9*, *10*, *14*, *15*), иногда у верхнего сегмента нектарник выпячивается наружу в виде особенно крупного шпорца (подрод ринопеталум, рис. 40, *13*); встречаются и бороздчатые нектарники, как у лилий (рябчик камчатский, рис. 40, *2*). Пыльники прикрепляются к нити основаниями или несколько выше основания.

Цветки рябчика протогиничные. У рябчика камчатского и других американских видов цветки имеют неприятный запах и опыляются мухами. Восточносредиземноморские виды опыляются шмелями, осами и мелкими мухами. В Калифорнии наблюдается замечательный параллелизм в строении цветков *рябчика отогнутого* (F. recurva) и лилии малой. Оба вида имеют трубчатые багряно-красные цветки с большим количеством нектара, привлекающего опылителей—колибри. Рябчик императорский имеет признаки цветка, опыляемого птицами (Г. Куглер, 1970). У подавляющего большинства видов рода преобладает семенное размножение и лишь у столонообразующих восточноазиатских видов оно почти полностью подавлено и компенсируется вегетативным размножением с помощью большого числа (до 50) легко опадающих чешуй.

Рябчики используют как декоративные и лекарственные растения. Многие виды ядовиты, так как содержат алкалоиды. Несмотря на горечь, луковицы некоторых видов съедобны. Так, луковицы рябчика камчатского, встречающегося по обоим побережьям (азиатскому и американскому) Тихого океана, служили пищей камчадалам и индейцам. Камчадалы, называвшие растения «сараной», выкапывали луковицы мотыгой или забирали их из кладовых полевки-экономки (Microtus oeconomus). Сушеные чешуи луковиц, нанизанные на веревки, вывозили с Камчатки, где растения росли в изобилии, в Америку и продавали индейцам, которые называли их «северо-западным рисом».

Триба *тюльпановых* (Tulipeae), более подвинутая, чем триба лилейных, включает 2 рода, у представителей которых луковицы ежегодно возобновляются и составлены 1—5 низовыми замкнутыми чешуями.

Род *тюльпан* (Tulipa) насчитывает, вероятно, около 100 видов, но некоторые авторы доводят их число до 140 (З. М. Силина, 1977). Тюльпаны распространены в Евразии и Северной Африке, в областях с жарким и сухим летом и небольшим количеством осадков весной и осенью, в пустынях, полупустынях и степях, редко в лесу. Они растут на равнинах и во всех поясах гор, но редко вблизи ледников, на различных почвах: от плотного лесса до сыпучих песков, на нейтральных до засоленных, но не кислых почвах.

Луковицы тюльпанов залегают на глубине до 45 см и более. Они состоят из 2—5 мясистых запасающих чешуй, одетых специализированными покровными кожистыми или пленчатыми чешуями, которые с внутренней стороны бывают голыми, прижато-щетинистыми или шерстисто-войлочными. У ювенильных (до первого цветения) растений ежегодно формирующиеся замещающие луковицы выносятся за пределы материнской луковицы и углубляются при помощи вертикальных (у некоторых видов горизонтальных) полых столонов, внутри которых они находятся (рис. 41, *9*, *10*). У некоторых видов сохраняется цепочка отмерших луковиц, которые иногда ошибочно принимают за «четковидные луковицы» (рис. 41, *8*). Кроме замещающей луковицы, может образоваться 1—2 дочерних, при этом или одна из них, или обе в столонах (рис. 41). Стебель тюльпанов с 2—4 (реже с 1 и до 12) листьями и с 1—2 (реже 3—15) прямостоячими цветками, хотя бутоны у некоторых видов бывают поникшие. Сегменты околоцветника без нектарников, опадают при плодах. С изменением температуры среды происходит движение сегментов (термонастии). При повышении температуры цветки широко раскрываются благодаря расширению клеток на внутренней стороне сегментов, при понижении температуры закрываются вследствие расширения клеток наружной стороны. Для тюльпанов характерна многоцветная окраска цветов (полихроизм). Так, например, даже в одной популяции степного *тюльпана Шренка* (T. schrenkii) встречаются растения с цветками самой разной окраски — белой, желтой, розовой, красной, фиолетовой, с пятном при основании черным или желтым или без пятна. Тычинки часто с расширенными к основанию, иногда толстыми нитями, которые оканчиваются острием, входящим в углубление основания пыльника, отчего пыльники вращаются вокруг оси. Рыльце 3-лопастное, чаще сидячее; столбик более или менее длинный.

У тюльпанов ярко выражена протандрия. Цветки тюльпанов опыляются мелкими пчелами, мухами, собирающими пыльцу. Нектарники, подобные нектарникам безвременника, имеются лишь у *тюльпана лесного* (T. sylvestris, Э. Дауманн, 1970). Весенние эфемероиды тюльпаны в период массового цветения покрывают открытые горные или степные склоны красными, желтыми, пестрыми коврами. Прямостоячие коробочки тюльпанов содержат многочисленные плоские, треугольные коричневые семена, распространяемые по способу баллистов, что характерно для растений открытых пространств. Некоторые виды размножаются вегетативно дочерними луковичками преимущественно в ювенильный период.

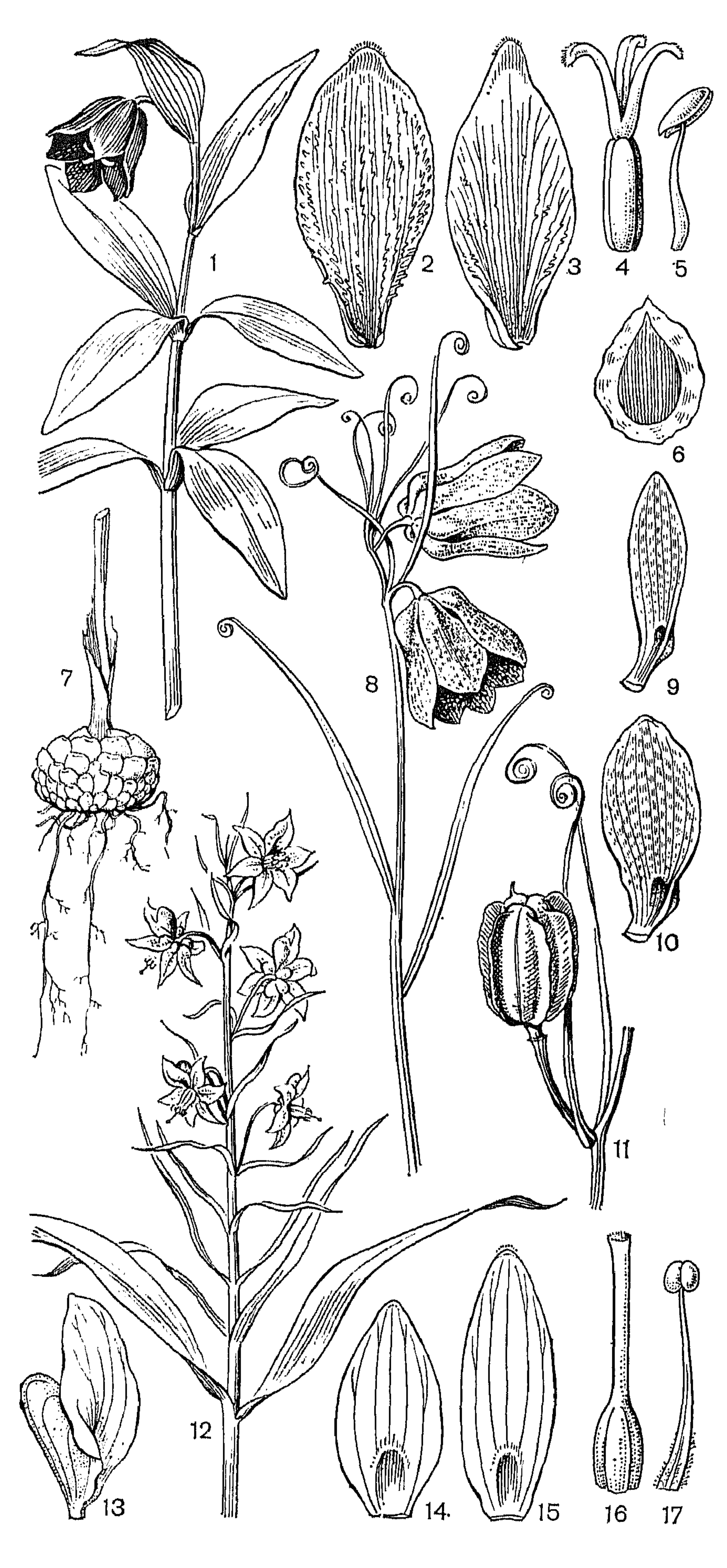


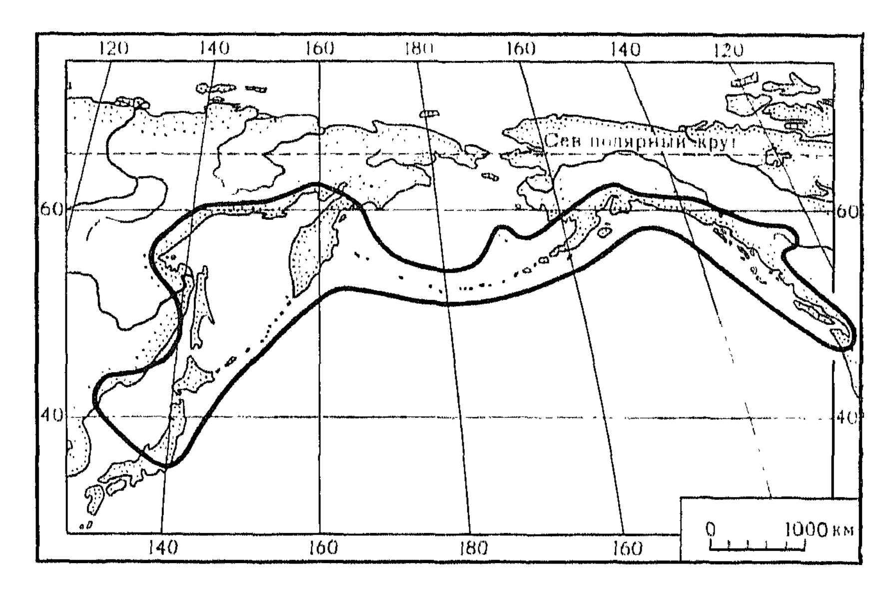
Рис. 40. Рябчики.

Рябчик камчатский (Fritillaria camschatcensis): *1* — общий вид; *2* — внутренний сегмент; *3* — наружный сегмент; *4* — гинецей; *5* — тычинка; *6* — семя; *7* — луковица. Рябчик русский (F. ruthenica): *8* — соцветие с прицветными листьями; *9* — наружный сегмент; *10* — внутренний сегмент; *11* — коробочка. Рябчик Карелина (F. karelinii): *12* — соцветие; *13* — верхний наружный сегмент; *14* — боковой наружный сегмент; *15* — внутренний сегмент; *16* — гинецей; *17* — тычинка.

Тюльпаны — прекрасные декоративные растения. Первые культурные тюльпаны попали в Западную Европу в XVI в. из Константинополя. Их называли турецкими тюльпанами, прародителем их был тюльпан Шренка, привозимый из Кафы (нынешней Феодосии), входившей тогда в состав Османской империи (М. Хоог, 1973). Голландия стала страной промышленного выращивания культурных сортов тюльпанов. В начале XIX в. стало известно о существовании настоящего очага видового разнообразия тюльпанов в Средней Азии (около 75 видов). Заслуга в интродукции многих декоративных растений Средней Азии и тюльпанов в первую очередь принадлежит директору ботанического сада в Санкт-Петербурге Эдуарду Регелю. В настоящее время насчитывается 2900 промышленных сортов тюльпанов, объединенных в 15 классов; 3 класса из них составляют разновидности и гибриды замечательных среднеазиатских видов: *тюльпана Кауфмана* (T. kaufmanniana), *тюльпана Фостера* (T. fosteriana) и *тюльпана Грейга* (T. greigii), который считается самым красивым тюльпаном в мире.

Род *кандык*, или *эритрониум* (Erythronium), насчитывает 24 вида, из которых 15 произрастают на западе, 5 — на востоке Северной Америки, а 4 вида — евразиатских. Эритрониумы — лесные горные растения, они встречаются от предгорий до альпийских лугов в хвойных, смешанных и лиственных лесах, реже на высокогорных лугах. Луковица *кандыка сибирского* (E. sibiricum) и *кандыка кавказского* (E. caucasicum) состоит из одной запасающей чешуи, образовавшейся из 3 сросшихся на ранних стадиях онтогенеза между собой и с цветоносом в одну замкнутую чешую (Н. И. Шорина и А. Г. Куклина, 1976). Покровные чешуи луковицы образуются из высохших запасающих чешуй. У основания луковицы кандыка сибирского сохраняются донца луковиц прошлых лет, образуя членистое (до 6 члеников) корневище (Г. В. Скакунов, 1974, рис. 41, *1*). У ювенильных растений замещающая луковица углубляется в почву при помощи шпорообразно удлиняющегося влагалища низового листа, обладающего положительным геотропизмом.

Эритрониумы — ранневесенние эфемероиды. Весной появляется стебель с 2—3 часто пятнистыми листьями и обычно одним поникшим розовым, лиловым, белым или желтым цветком. Сегменты околоцветника сближены в нижней части и образуют трубку, а в верхней отогнуты кверху, как у цикламена. В пасмурную погоду и с наступлением сумерек сегменты опускаются, предохраняя пыльцу от намокания. Нижняя часть сегментов обычно окрашена иначе, а на месте отгиба сегментов имеются различные мет-



Карта 1. Ареал рябчика камчатского.

ки: пятна, крапинки, штрихи. У некоторых видов в основании внутренних сегментов имеется поперечная, разделенная на 4 лопасти складка, которая продолжается с каждой стороны сегмента в виде ушковидных отростков (рис. 41, *4*). Тычинки эритрониумов имеют подвижные пыльники, как у тюльпанов, и нити, иногда сильно уплощенные (кандык сибирский и *кандык европейский*, или *собачий зуб*,— E. dens-canis, рис. 41, *5*); у некоторых видов тычинки обоих кругов разной длины (*кандык японский* — E. japonicum). Соотношение длины зрелого столбика и тычинок варьирует у разных видов.

Цветок эритрониумов имеет интересные приспособления к насекомоопылению, что особенно ярко выражено у близкого к кандыку сибирскому кандыка японского (Ф. Утех и С. Кавано, 1975). У этого растения нектар в большом количестве выделяется секреторной тканью в основании сегментов. Для того чтобы нектар не вытекал из опрокинутого околоцветника, существует система приспособлений, образующая как бы колпак вокруг завязи. Ниже лопастей складки, по краям основания сегментов имеются продольные вздутия, благодаря которым колпак вокруг завязи плотно прижат к ее стенкам и не позволяет вытекать нектару. Чтобы получить нектар, надо отстранить сегменты и нити тычинок от завязи, с чем успешно справляется ксилокопа — самая крупная пчела японской фауны перепончатокрылых. Лиловые отвернутые части сегментов околоцветника сильно отражают ультрафиолетовые лучи и разительно контрастируют с пурпурным зубчатым ободком в зеве трубки, таким заметным в видимом спектре. В сочетании эти свойства околоцветника указывают путь насекомым с трехцветным зрением. Действия пчелы точные и быстрые. Удерживаясь на тычинках и столбике, она головкой отстраняет сегменты

околоцветника, сжимающие завязь, и открывает выход нектару, который высасывает своим хоботком (рис. 41, *2*). В это время волосистая поверхность тела и лапок пчелы покрывается пыльцой. Эффект усиливается благодаря тому, что пыльники, открывающиеся двумя продольными щелями, вращаются на оси, а также благодаря различной длине тычиночных нитей, в результате чего образовавшаяся зона пыльников почти вдвое превышает длину одного пыльника. Цветки кандыка японского слабо протандричны. Лопасти рыльца раскрываются только тогда, когда длина рыльца превысит длину тычинок с созревшими пыльниками, что исключает самоопыление.

Коробочки прямостоячие, с небольшим числом семян, стебли при плодах полегающие. У евразиатских видов семена продолговато-яйцевидные, желтые, с хорошо выраженным бесцветным придатком в области халазы (рис. 41, 7). Придаток, содержащий жирные масла, поедают муравьи, которые способствуют распространению семян. По своей морфологической природе придаток представляет ариллоид, вырост наружного интегумента (Г. А. Комар, 1978). Основной способ размножения видов — семенной, некоторые размножаются вегетативно. Луковицы некоторых видов используют в пищу и как лекарственные средства. Все виды рода — ранневесенние декоративные растения.

Последней, наиболее подвинутой трибой подсемейства лилейных является триба *гейджиевых* (Gageeae). Это приоритетное название трибы (Г. Руи, 1910), ранее известной как триба *ллойдиевых* (Lloydieae, Ф. Буксбаум, 1937). В трибе гейджиевых 2 рода, которые характеризуются ежегодно возобновляющейся луковицей, состоящей из одной замкнутой низовой чешуи, покрытой сухими влагалищами прошлогодних листьев.

Род *гейджия*, или *гусиный лук* (Gagea), насчитывает около 70 видов, распространенных в умеренных областях Евразии и Северной Африки, от лесотундры и ледников в горах до полупустынь. Гусиные луки — ранневесенние эфемероиды. Их желтые звездчатые цветки покрывают весной горные луга, щебнистые склоны и трещины скал, встречаются в степи, иногда на засоленной почве и на известняках, отдельными куртинами в лиственных лесах и на газонах в парках или, как сорняки, в посевах. Это самые мелкие растения в подсемействе лилейных — высотой от 3 до 35 см. Они имеют одну луковицу или 2—3 в том случае, если у материнской луковицы образуется 1 или 2 луковички-детки, сохраняющиеся при материнском растении. У основания материнской луковицы иногда за ряд лет скапливается множество мелких луковичек-деток, образующих гнездо

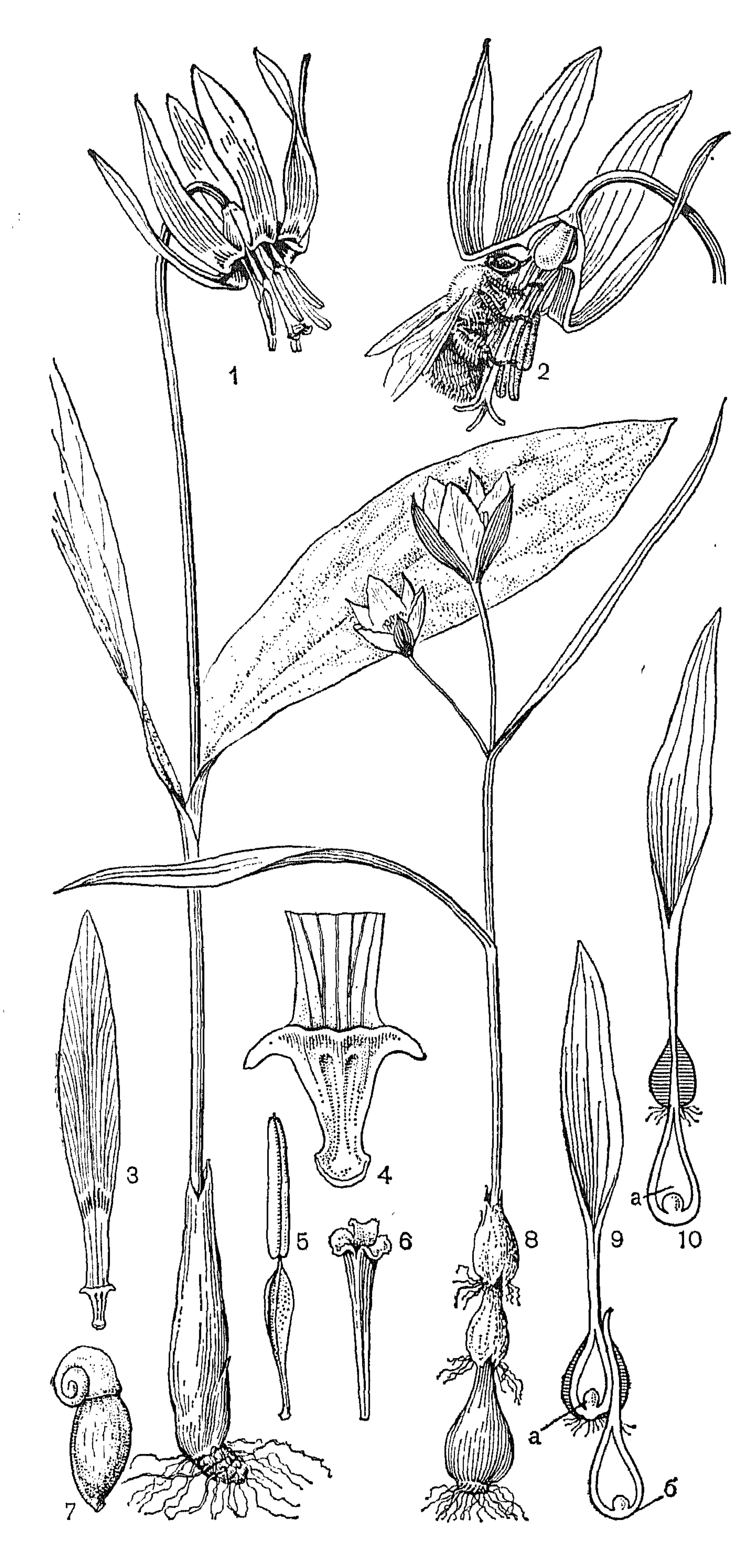


Рис. 41. Лилейные: триба тюльпановых.

Кандык сибирский (Erythronium sibiricum): *1* — общий вид. Кандык японский (E. japonicum): *2* — ксилокопа (Xylocopa appendiculata circumvolans), высасывающая нектар из цветка. Кандык сибирский: *3* — внутренний сегмент околоцветника; *4* — нижняя часть внутреннего сегмента с внутренней стороны с поперечной складкой, продолжающейся в ушковидные выросты; *5* — тычинка; *6* — столбик с рыльцем; 7 — семя с придатком. Тюльпан двуцветковый (Tulipa biflora): *8* — общий вид взрослого растения. Вегетативное размножение тюльпана (схема): *9*, *10* — образование замещающей луковицы (*а*) и дочерней (*б*), разные варианты.

разновозрастных луковиц. Покровные чешуи сетчато-волокнистые, пленчатые или кожистые. У некоторых видов подрода *платиспермум* (Platyspermum), обитающих в сравнительно сухих местах, имеются корни двоякого рода: обычные нитевидные придаточные корни, идущие от середины донца луковицы вертикально вниз (положительный геотропизм), и жесткие склерифицированные корни по краям донца, идущие сначала вниз, а затем горизонтально и вверх (нулевой или отрицательный геотропизм, рис. 42, *1*). Они оплетают луковицу и вместе с песчинками между ними образуют вокруг нее как бы капсулу, которая, возможно, защищает луковицу от высыхания в летний период. Базальные листья (1 или 2) обычно превышают соцветие, плоские, с килем или дудчатые (полые внутри). Подсоцветных листьев 1—3(5), реже стебель равномерно облиственный. Соцветия зонтиковидные, малоцветковые. Цветки часто на неравных цветоножках. Сегменты околоцветника снаружи зеленые, внутри желтые, в основании с нектарной ямкой. Тычинки так же, как у видов тюльпана и эритрониума, имеют пыльники, прикрепленные основаниями, подвижные (рис. 42, *2*). Цветки слабопротогиничные, без запаха. Опылителей — маленьких мух, жуков и пчел — привлекает нектар, который скапливается в виде капель между основаниями сегментов и тычиночных нитей. Семена плоские, треугольные (подрод платиспермум) или яйцевидные (типовой подрод), причем у некоторых видов, например у *гусиного лука желтого* (G. lutea, табл. 8, *7*) и *гусиного лука сетчатого* (G. reticulata), семена с элайосомами (рис. 42, *4*). По своей морфологической природе это одна из разновидностей ариллоида — строфиола, т. е. разрастание ткани наружного интегумента семени вдоль семенного шва. Гусиные луки интенсивно размножаются и вегетативно с помощью луковичек, которые образуются на донце луковицы, в пазухах базальных или стеблевых листьев или иногда на месте бутонов. У одних видов усиленное вегетативное размножение происходит до первого цветения растения, у других способность к вегетативному размножению сохраняется и во взрослом состоянии.

К роду гусиный лук близок род *ллойдия* (Lloydia), насчитывающий примерно 20 видов. Ллойдии — высокогорные растения (ореофиты). Большинство видов встречается в Восточной Азии (7 видов в Китае), несколько — в Восточном Средиземноморье. Ареал *ллойдии поздней* (L. serotina) охватывает территорию от гор Уэльса в Англии, горы Евразии до запада Северной Америки и Арктическую провинцию. В. Грейтер (1975) склонен принимать род ллойдия как монотипный, с одним видом ллойдия поздняя. По облику ллойдии похожи на гусиные луки, но луковица у них продолговатая и окутана волокнистыми влагалищами прошлогодних листьев. У основания луковицы могут сохраняться донца прошлогодних луковиц, образуя членистое корневище. Цветки одиночные или по 2—3, воронковидные. Сегменты околоцветника беловатые, с пурпуровыми жилками и темными основаниями, опушенные по жилкам (*ллойдия тибетская* — L. tibetica, рис. 42, *5*, *6*), или с нектарниками (ллойдия поздняя), или без опушения и нектарников. Тычинки с подвижными пыльниками, как у гусиных луков. Нектарники ллойдии поздней представляют собой поперечную складку выше основания сегмента, над которой в углублении выделяется и задерживается нектар. Протандричные цветки ллойдии поздней со свободно лежащим нектаром опыляются короткохоботковыми насекомыми. Стебли при плодах не полегают. Коробочка растрескивается в верхней части гнезд, рассеивая плоские, полулунной формы семена по способу баллистов.

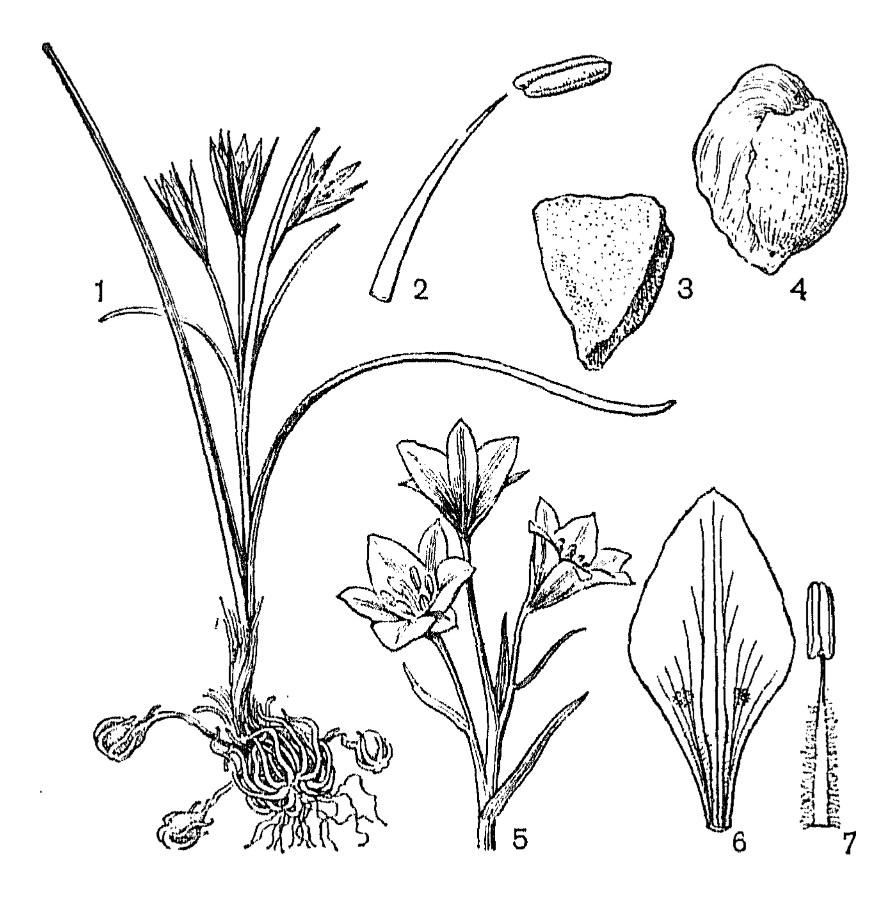


Рис. 42. Лилейные: триба гейджиевых.

Гусиный лук переменчивый (Gagea commutata): *1* — общий вид растения, видны жесткие склерифицированные корни с отрицательным геотропизмом и луковички-детки на столонах; *2* — тычинка, у которой остроконечие нити входит в углубление основания пыльника, в результате чего пыльник вращается вокруг оси; *3* — семя. Гусиный лук желтый (G. lutea): *4* — семя с придатком. Ллойдия тибетская (Lloydia tibetica): *5* — соцветие; *6* — внутренний сегмент околоцветника; *7* — тычинка.

К подсемейству лилейных, возможно, относится и монотипная триба *медеоловых* (Medeoleae) с единственным родом и видом *медеола вирджинская* (Medeola virginiana). Медеола растет в лесах в восточной части Северной Амери-

ки и по облику похожа на триллиум (Trillium) или вороний глаз (Paris). Вот почему эти роды объединяли ранее в трибу *парисовых* (Parideae) или в семейство *триллиевые* (Trilliaceae), пока Р. Берг (1962) не установил, что медеолу гораздо правильнее отнести к подсемейству лилейных. У медеолы симподиальный, ежегодно замещающийся клубень (уникальный тип в пределах семейства). Надземный стебель имеет 2 ложные мутовки листьев и верхушечное соцветие — зонтик, обычно из 3 цветков на поникших цветоножках, которые становятся прямостоячими при плодах. Цветки мелкие, без запаха. Сегменты околоцветника одинаковые, зеленоватые, тычинки красноватые, завязь с 3 рыльцами. Пыльники находятся ниже широко раскинутых рылец и самоопыление не происходит. Плод — ягода; семена распространяются, по-видимому, птицами.

Подсемейство *пролесковых* (Scilloideae) включает 35 родов (около 825 видов), относящихся к 5 трибам. Представители подсемейства встречаются как в северном, так и в южном полушарии. Луковица у них составлена листовыми и низовыми чешуями с присутствием влагалищной чешуи у ежегодно возобновляющихся луковиц. Листья все базальные, и цветоносы, или стрелки, безлистные. Сегменты околоцветника свободные или сросшиеся в трубку. Нектарники септальные. Пыльники прикреплены спинкой, качающиеся. Нити тычинок свободные или сросшиеся. Семена обычно неплоские, за исключением родов *дримия* (Drimia) и *дипкади* (Dipcadi). В отличие от подсемейства лилейных имеются угловые клетки в эпидерме и рафиды. Наличие алкалоидов нехарактерно, и по химическому составу эта группа гетерогенная (К. Вильямс, 1975). Гетерогенность пролесковых подтверждается и серологическими данными (В. С. Чупов и Н. Г. Кутявина, 1981).

Довольно разнородная триба *пролесковых* (Scilleae) объединяет 11 родов и примерно 550 видов, распространенных в Африке и Евразии, преимущественно в Средиземноморье и Южной Африке. У видов трибы сегменты околоцветника свободные или сросшиеся у основания, реже сросшиеся в короткую трубку. Здесь представлены все формы луковичных лилейных: от круглогодично вегетирующих до эфемероидов, с луковицами многолетними до однолетних. Виды родов *ледебурия* (Ledebouria) и *дримиопсис* (Drimiopsis), встречающиеся в тропической области, вегетируют круглый год (т. е. листья появляются непрерывно в течение года), луковицы развиваются на корневищах, которые имеют многолетние ветвящиеся корни; контрактильные корни развиты слабо или не развиты совсем. В результате интенсивного вегетативного развития на разветвленном корневище образуется большое гнездо разновозрастных луковиц. Луковицы находятся у поверхности почвы и составлены только основаниями базальных листьев (М. В. Баранова, 1976). Виды рода дримия, *радамантус* (Rhadamanthus), некоторые виды *альбуки* (Albuca) и виды подрода *просперо* (Prospero) рода *пролеска* (Scilla) имеют продолжительную вегетацию с небольшим периодом покоя в наземном развитии, после которого у них сначала появляются цветоносы, а затем листья, причем цветонос принадлежит почке настоящего года, а листья — почке следующего года. Цветонос выходит из пазухи низовой или влагалищной чешуи и находится сбоку от появляющегося позднее пучка листьев. Среди видов родов пролески и *птицемлечника* (Ornithogalum), приуроченных к умеренным областям, встречаются зимнезеленые виды, гемиэфемероиды и эфемероиды. У последних цветки появляются одновременно с листьями; во всех трех случаях цветки и листья принадлежат одной почке и цветонос выходит из пазухи листовой чешуи, т. е. находится в центре пучка листьев. Луковицы обычно многолетние, составлены листовыми и низовыми чешуями. Всасывающие корни однолетние, не ветвящиеся. Втягивающие корни хорошо развиты (рис. 43, *б*).

Род *пролеска* (Scilla) насчитывает, вероятно, около 50 видов, распространенных в Евразии и Средиземноморье, а также 4 вида в Южной Африке. Около 20 видов, приводимых в различных тропических флорах Африки и Мадагаскара, возможно, относятся к роду ледебурия. Южноафриканские виды имеют многолетние луковицы с многолетними ветвящимися корнями, двойные прицветники, иногда фиолетовые снизу листья, сравнительно мелкие цветки. Средиземноморские виды с длительным периодом вегетации представляют собой обычно крупные многоцветковые растения, зацветающие в начале лета, после появления листьев, или в конце лета, перед появлением листьев (*пролеска осенняя* — S. autumnalis). Евразиатские виды — преимущественно эфемероиды, встречающиеся в лесах и на субальпийских лугах, где обычно доминируют в ранневесеннем аспекте. Сегменты околоцветника у пролесок свободные до основания, внизу часто сложены в трубку, а выше распростертые, обычно голубые, синие, фиолетовые или почти белые с темной центральной жилкой. Тычинки свободные, с узкими нитями. Цветки гомогамные или протогиничные. У *пролески двулистной* (S. bifolia) тычинки находятся на одном уровне с одновременно созревающим рыльцем, но достаточно далеко от него, так что самоопыления не происходит. В период цветения пролески интенсивно посещаются различными пчелиными.

У одних видов коробочки сухие, на прямостоячих цветоносах и рассеивание почти шаровидных или эллипсоидных семян происходит по способу баллистов. У эфемероидных видов подрода *пролеска* (Scilla) коробочки мясистые, на полегающих цветоносах, с семенами, имеющими масляные придатки — элайосомы. У видов пролески они отграничены от семени и легко отделяются. Известно около 14 видов, у которых семена имеют придатки, различные по происхождению, форме и цвету (Е. В. Мордак, 1970; Ф. Шпета, 1971, 1980; Г. А. Комар, 1973, 1978). Придатки пролесок представляют собой ариллоид — разрастание ткани наружного интегумента. У пролески двулистной (табл. 9, 7) и у видов родства *пролески сибирской* (S. sibirica), в том числе и у *пролески Розена* (S. rosenii, табл. 9, *2*), разрастание происходит в области семявхода и возникает одна из разновидностей ариллоида — карункула (рис. 43, *8*). У атропатенского вида *пролески Мищенко* (S. mischtschenkoana, табл. 9, *3*), встречающегося в трещинах и в нишах под навесом скал, это разрастание происходит в области семенного шва и возникает другая разновидность ариллоида — строфиоль (рис. 43, *9*). Обычно придатки бесцветные, но иногда они окрашены, как семя. У турецкого вида *пролески темной* (S. melaina) — черная строфиоль (рис. 43, *10*), а у среднеазиатской *пролески пушкиниевидной* (S. puschkinioides) — черная карункула. Многие виды пролесок являются декоративными растениями. Некоторые виды имеют алкалоиды. Так, в луковицах средиземноморского вида пролески осенней содержатся вещества, подобные веществам дримии морской (Drimia maritima).

Род *ледебурия* (Ledebouria), ранее считавшийся подродом пролески, восстановлен Дж. Джессопом (1970) и насчитывает около 30 видов, распространенных почти исключительно в Африке. Из них 15 видов приурочены к Южной Африке, где они встречаются в различных местообитаниях: лесных, травянистых, болотистых, сухих и среди скал. Из 15 видов, распространенных в тропической Африке, 1 вид — *ледебурия гиацинтовая* (L. hyancinthina) — встречается еще в Индии и на острове Шри-Ланка. В отличие от подавляющего большинства пролесок у ледебурий крупные луковицы, сочные, заметные, пятнистые, часто пурпуровые снизу листья и мелкие невзрачные цветки, как у капского вида *ледебурии общественной* (L. socialis, табл. 4, *1*, *2*). Сегменты околоцветника почти свободные до основания, где они образуют мелкую чашу, концы их распростертые или отогнутые; тычинки свободные, завязь коническая, на ножке.

Близкий ледебурии род *дримиопсис* (Drimiopsis) включает около 15 видов, встречающихся

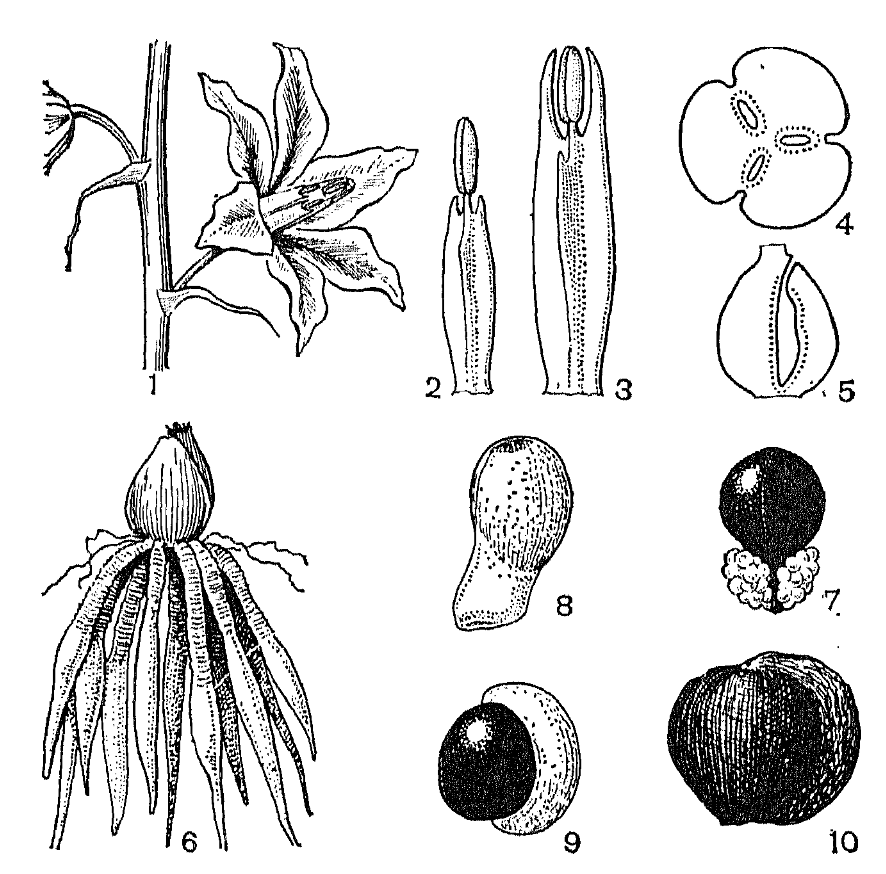


Рис. 43. Лилейные: триба пролесковых.

Птицемлечник Буше (Ornithogalum boucheanum): *1* — цветок; *2* — тычинка наружного круга; *3* — тычинка внутреннего круга. Септальные нектарники (схема): *4* — поперечный срез завязи с нектарниками; *5* — продольный срез завязи через нектарник. Пролеска двулистная (Scilla bifolia): *6* — луковица со втягивающими (контрактильными) корнями; *7* — семя с придатком. Пролеска Розена (S. rosenii): *8* — семя с придатком. Пролеска Мищенко (S. mischtschenkoana): *9* — семя с придатком. Пролеска темная (S. melaina): *10* — семя с придатком.

в тропической и Южной Африке в разнообразных местообитаниях. Многие виды дримиопсиса имеют сердцевидные листья на длинных черешках, поэтому луковицы у них составлены черепитчатыми узкими чешуями — преобразованными влагалищами черешков. Цветки мелкие, многочисленные, на очень коротких цветоножках или сидячие, околоцветник зеленый, белый, розовый или пурпурный; сегменты свободные, сложены в трубку с немного отклоненными верхушками. Семена полушаровидные. Некоторые виды содержат алкалоиды типа наперстянки.

Род *эвкомис* (Eucomis) насчитывает 10 видов, распространенных от юга тропической Африки до Южной Африки. Эвкомисы встречаются во влажных местообитаниях. Это растения с розеткой крупных длительно вегетирующих листьев и многоцветковой цилиндрической кистью, увенчанной хохолком из прицветных зеленых листьев. Сегменты околоцветника сросшиеся у основания, обычно белые, кремовые или зеленые. Нити тычинок расширенные и сросшиеся у основания, образуют мелкую чашу. У *эвкомиса двуцветного* (E. bicolor) околоцветник зеленоватый, а сросшиеся внизу нити

тычинок пурпуровые, что создает впечатление яркого венчика на фоне зеленой чашечки. Цветки имеют зловоннсладковатый запах и обильный нектар, выделяемый септальными нектарниками и скапливающийся у основания завязи. Цветки посещают мухи, прежде всего падальные, для которых приманкой на дальнем расстоянии служит запах, а на ближнем — окраска тычинок (А. Пашер, 1959). Коробочки сухие и жесткие или вздутые, пленчатые и легкие, как у *вельтгеймии* (Veltheimia, см. рис. 45). Семена почти шаровидные.

Большой и гетерогенный род *птицемлечник* (Ornithogalum), состоящий из 6 подродов, насчитывает около 200 видов, распространенных в Африке, Евразии и Южной Америке (1 вид), но преимущественно в Средиземноморье и Южной Африке. По составу белков семян этот род близок родам эвкомис, *гальтония* (Galtonia] и дипкади. У птицемлечников цветки мелкие до крупных, без запаха, от нескольких до 100 и более, в цилиндрической или щитковидной кисти. Сегменты околоцветника белые, желтые, зеленоватые, свободные, редко сросшиеся внизу; тычинки свободные, нити их плоские или расширенные, с двумя зубцами наверху, как у *птицемлечника Буше* (O. boucheanum, рис. 43, *2*, *3*). Столбика нет, или он вальковатый, нитевидный; рыльце маленькое, головчатое. Семена обратнояйцевидные, угловатые или дисковидные. У некоторых видов в оболочке семени содержатся жирные масла. В отличие от элайосом пролески это недифференцированная элайосома, или саркотеста (Г. А. Комар, 1978). Многие виды птицемлечников ядовиты. У некоторых были обнаружены гликозиды. Птицемлечники очень декоративны. Срезанные цветоносы в бутонах южноафриканского *птицемлечника пирамидального* (O. thyrsoides, табл. 9, *7*), у которого завязь черного цвета, отправляют в Англию.

Три вида, составляющие южноафриканский род *неопатерсония* (Neopatersonia), отличаются от птицемлечников в основном рыльцем с 3 расходящимися ветвями.

Род *альбука* (Albuca), имеющий примерно 100 видов, распространен в Африке и в Аравии, причем примерно половина видов встречается в Южной Африке. Это высокие (до 1 м) растения, у которых листья опадают или иногда развиваются после цветения. Сегменты околоцветника свободные, белые или желтые, с широкой зеленой или коричневой полоской посередине; 3 наружных сегмента распростертые, 3 внутренних — сближены и заключают тычинки и гинецей. Тычинки все или только 3 наружные фертильные; нити их внизу расширены и охватывают завязь (рис. 44, *5*, *7*). Цветки иногда приятно пахнут. Семена плоские, черные.

Род *дримия* (Drimia) с присоединенными к нему родами *ургинея* (Urginea), *турантос* (Thuranthos) и *ургинеопсис* (Urgineopsis) насчитывает около 120 видов, распространенных в Африке, Южной Европе и Азии (Дж. Джессоп, 1977; У. Стерн, 1978), но преимущественно, по-видимому, в Южной Африке. В Средиземноморье 6 видов, из которых *дримия морская* (D. maritima), известная с древнейших времен как лекарственное растение, имеет самое широкое распространение по морским побережьям всей Средиземноморской области. В Индии известны 3 вида. Один из них — *дримия индийская* (D. indica) — повсеместно встречается в Индии, а также в сосновых лесах Непала и диптерокарповых лесах Бирмы, в тропической и Южной Африке. В Южной Африке одни и те же виды встречаются в сухих и влажных местообитаниях. В тропической Западной Африке виды дримии растут в саваннах и полуаридных растительных зонах, часто вместе с видами близкого рода альбука. В Южной Африке и в Средиземноморье дримии встречаются вместе с видами птицемлечника.

У дримии луковицы наземные или подземные, иногда очень крупные, с диаметром до 20 см (*дримия высочайшая* — D. altissima), с рыхлыми, иногда черепитчатыми чешуями, у некоторых видов красноватыми. *Дримия хавортиевидная* (D. haworthioides), встречающаяся в узком районе восточной части Капской области, имеет наземную луковицу, подобную луковице *радамантуса однобокого* (Rhadamanthus secundus, рис. 44, *1*). У листьев этих видов, образовавшихся осенью — зимой, к лету листовая пластинка отсыхает, их подземные части — влагалища — удлиняются, а верхушки разбухают и превращаются в запасающие органы. После того как листья отсохли, в наземном развитии дримий наступает период покоя, а летом — осенью появляется цветонос. У дримии высочайшей он достигает в высоту 1,5 м.

Цветки у дримии мелкие. Прицветники с хвостатыми отростками, иногда крупными и окрашенными, рано опадающими или остающимися. Сегменты околоцветника свободные и раскрытые или сросшиеся внизу в трубку и отогнутые, белые, розовато-лиловые, коричневые или зеленые, с темной центральной жилкой. Тычинки свободные. У некоторых видов цветки открываются вечером и ночью и имеют запах. Бледно-коричневые цветки дримии индийской открываются ночью и издают неприятный запах. Желто-коричневые цветки с белыми просвечивающими краями у *дримии крупноцветной* (D. macrantha), похожие по форме на цветки альбуки, открываются на одну ночь и имеют приятный запах. Коробочки округло-угловатые. Высокие цветоносы растений, встре-

чающихся на больших открытых пространствах, плоские семена с крыловидной каймой — все указывает на то, что это — баллисты-анемохоры. Крупные луковицы дримии морской (народное название «морской лук»), диаметром до 16 см, часто находятся почти на поверхности и осенью образуют крупные ремневидные листья, которые к лету высыхают. К концу лета из сухой земли появляется 1,5-метровый цветонос с многочисленными белыми звездчатыми цветками. Это одно из самых древних медицинских и священных растений. В Древнем Египте его использовали во время жертвоприношений, а в Древней Греции считали, что его луковицы отгоняют злых духов. Со времен Гиппократа (460—377 гг. до н. э.) началось использование дримии морской как лекарственного растения, которое продолжается и по сей день. В ней содержатся сердечные гликозиды, и это было самое эффективное сердечное средство, пока во второй половине XVIII в. не была введена в употребление наперстянка.

Близкий роду дримия род *радамантус* (Rhadamanthus) насчитывает 9 видов, встречающихся в аридных районах Южной и Юго-Западной Африки и в горных районах Капской области. Так же, как дримии, виды радамантуса имеют луковицы с плотными или рыхлыми чешуями, листья, появляющиеся после цветения, прицветники со шпорцем, сегменты околоцветника от свободных до сросшихся до середины, семена дисковидные, черные. Примечателен *радамантус однобокий* (R. secundus), произрастающий на самом юге Юго-Западной Африки, в прибрежной горной пустыне Намиб. У него чешуи луковицы образуют рыхлую розетку, как у дримии хавортиевидной (рис. 44, *1*). Характерной особенностью в роде является способ вскрывания пыльников неполной продольной щелью (рис. 44, *3*).

Монотипный род *уайтхедия* (Whiteheadia) с одним видом *уайтхедия двулистная* (W. bifolia) встречается в сухих районах на западе Капской области и на самом юге Юго-Западной Африки. Это маленький наскальный геофит с розеткой из двух распластанных округлых листьев, как у видов *массонии* (Massonia), и невысоким многоцветковым цветоносом с зеленоватыми цветками. Сегменты околоцветника немного сросшиеся у основания; нити тычинок внизу расширенные и сросшиеся. Коробочки с 3 пленчатыми прозрачными крыльями. Семена черные, блестящие.

Род *гиацинтоидес* (Hyacinthoides) насчитывает примерно 7 видов, распространенных в Западной Европе и Западном Средиземноморье. Луковица гиацинтоидеса ежегодно возобновляется и состоит из одной замкнутой запасающей сочной чешуи, образовавшейся из нескольких

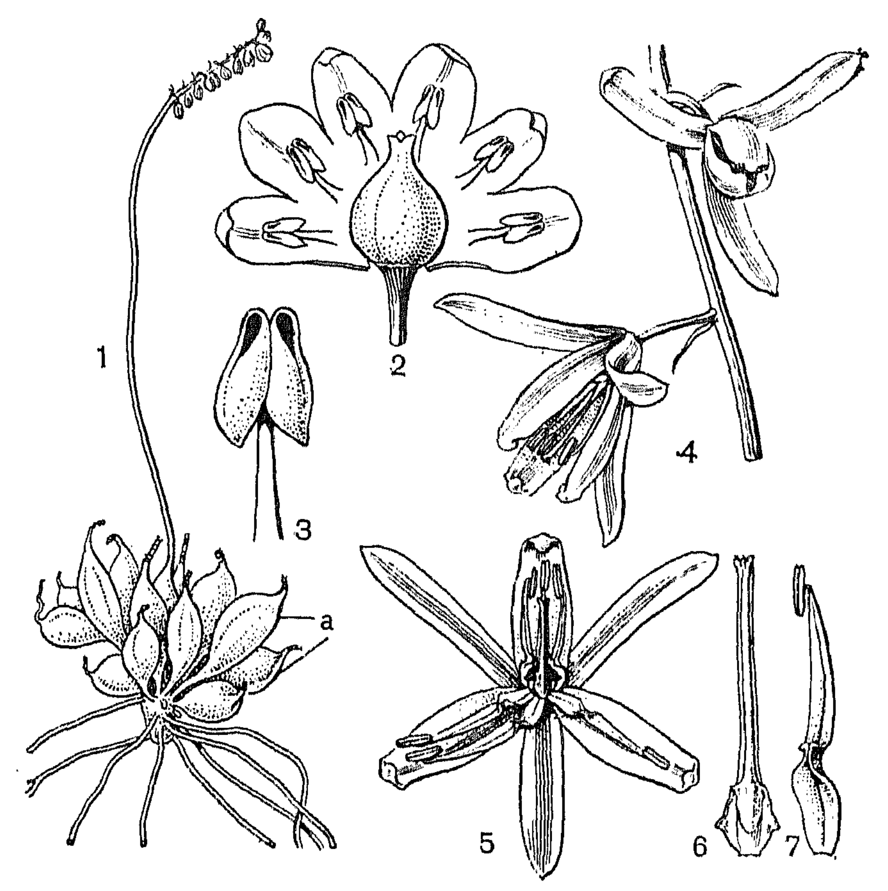


Рис. 44. Лилейные: триба пролесковых.

Радамантус однобокий (Rhadamanthus secundus): *1* — общий вид (*а* — чешуи луковицы); *2* — цветок в разрезе; *3* — тычинка. Альбука ангольская (Albuca angolensis): *4* — фрагмент соцветия; *5* — расправленный цветок, видны неправильно расположенные тычинки; *6* — гинецей; *7* — тычинка.

(до 5) сросшихся влагалищ базальных листьев, а также пленчатой бесцветной влагалищной чешуи, которая охватывает основание зеленых листьев. Прицветников 2, крупных. Сегменты околоцветника свободные, колокольчатые или распростертые (*гиацинтоидес итальянский* — H. italica), чаще голубые. Распространенный в Западной Европе до Северной Шотландии в лесах, в кустарниковых зарослях и вересковых пустошах *гиацинтоидес неописанный* (H. non-scripta) имеет поникшие цветки и прямостоячие коробочки, которые рассеивают семена по способу баллистов.

Триба *гиацинтовых* (Hyacintheae) объединяет 18 родов (примерно 250 видов), часть из которых (8 родов) приурочены к Европе, Западной Азии и Северной Африке, преимущественно к Средиземноморской и Ирано-Туранской областям, другая часть родов ограничена в своем распространении Африкой, преимущественно Южной (8 родов); род *родокодон* (Rhodocodon) — эндемик Мадагаскара, *дипкади* (Dipcadi) — афро-индийский род. У всех представителей трибы сегменты околоцветника в большей или меньшей степени сросшиеся в трубку. Луковицы чаще многолетние, составлены основаниями базальных листьев и низовыми чешуями, чешуи чаще незамкнутые, реже луковицы еже-

годно возобновляющиеся, у которых, кроме листовых и низовых чешуй, имеется еще влагалищная чешуя, чешуи замкнутые или незамкнутые. В большинстве случаев это эфемероиды.

Наше знакомство с родами первой группы начнем с рода *гиацинт* (Hyacinthus). В роде 3 вида (К. Персон и П. Венделбу, 1979), из которых *гиацинт восточный* (H. orientalis) встречается в Юго-Западной Азии, а 2 других вида — *гиацинт Литвинова* (H. litwinowii, табл. 10, *1*) и *гиацинт закаспийский* (H. transcaspicus) имеют ограниченное распространение в Северо-Восточном Иране и Южном Таджикистане (хребты Копетдаг, Восточный Эльбурс и Горган) до высоты 1700 м над уровнем моря. Луковицы у гиацинта многолетние, составлены незамкнутыми листовыми и низовыми чешуями. Сегменты околоцветника почти равны по длине трубке, серповидно изогнутые или отклоненные, голубые. Тычинки прикреплены примерно к середине трубки, однорядные. Плод — почти шаровидная мясистая коробочка. У гиацинта восточного семена шаровидные, черные, с крупным белым придатком — элайосомой, благодаря которой семена распространяются муравьями. Придаток семени гиацинта восточного, по-видимому, подобен по своему происхождению придатку семени пролески сибирской. Гиацинт восточный является родоначальником всех культурных сортов. Европейцы впервые увидели культивируемые гиацинты, так же как и тюльпаны, в XVI в. в садах турецких султанов в Константинополе. И, так же как в случае с тюльпанами, Голландия стала страной их массового выращивания. В природе у гиацинта восточного в кисти не более 10 цветков, они голубые и приятно пахнут. К настоящему времени получено множество сортов гиацинта, среди которых имеются многоцветковые (до 100 цветков), махровые сорта и сорта различной окраски. Название растения связано с древнегреческим мифом о прекрасном юноше Гиацинте: он был случайно убит Аполлоном при метании диска, и на месте его гибели вырос прекрасный цветок.

Близкий гиацинту род *бельвалия* (Bellevalia) включает около 50 видов, распространенных от Западного Средиземноморья до Ирана и Средней Азии. Они встречаются на травянистых степных склонах, на полях и в посевах до нижнегорного пояса или у тающих снегов в субальпийском поясе. Листья у бельвалий сравнительно широкие, часто с белым хрящеватым краем и реснитчатые. Кисти цилиндрические (*бельвалия Липского* — B. lipskyi) или конические (*бельвалия сарматская* — B. sarmatica, табл. 10, *2*). Верхние цветки бывают бесплодными. Сегменты околоцветника короче трубки, незначительно отклонены, часто на верхних сегментах имеются гребневидные вздутия, отчего околоцветник становится зигоморфным. Тычинки прикреплены у основания сегментов, однорядные, нити их расширенные и сросшиеся у основания; пыльники находятся в зеве или на уровне верхушек сегментов. Окраска цветков меняется во время цветения от беловатой или синей (бутоны) до бурой, но есть и виды с синими цветками. Околоцветник при разбухании завязи целиком отделяется от основания и сбрасывается как колпачок, образующаяся коробочка с 3 ребрами — это признаки, присущие также и роду мускари. Семена более или менее шаровидные, гладкие, черные, с восковым налетом. Как и у мускари, стебель при плодах не полегает и распространение семян происходит по способу баллистов.

Около 20 видов, распространенных в Восточном Средиземноморье, Южной Европе до Южного Закавказья и Северного Ирана, имеет род *гиацинтелла* (Hyacinthella). Он отличается от бельвалии тем, что растения имеют 2 (редко 1 или 3) листа с выпуклыми жилками. Цветки голубые, синие, не меняют своей окраски. Тычинки неясно двурядные, уровень пыльников варьирует у разных видов. Околоцветник разрывается продольно и остается при плодах в виде свободных сегментов. Семена сетчато-морщинистые. К роду гиацинтелла присоединен южнозакавказский вид *гиацинтелла атропатенская* (H. atropatana), которую ранее относили к роду пролеска; она внешне идентична североиранскому виду *гиацинтелла персидская* (H. persica), но имеет, в отличие от остальных видов рода, свободные сегменты, не сросшиеся в трубку (П. Венделбу, К. Персон, 1981).

Морфологически близок бельвалии и гиацинтелле ирано-туранский род *альравия* (Alrawia), 2 вида которого встречаются в Северном Ираке и Западном Иране в разреженных дубовых или фисташковых лесах.

Гетерогенный род *мускари*, или *мышиный гиацинт* (Muscari), насчитывает около 30 видов (Д. Стюарт, 1970), распространенных в Европе, Северной Африке и Западной Азии до Средней Азии, но преимущественно в Средиземноморье, на травянистых склонах, в горах, в лесном поясе и у тающих снегов. Кисти плотные (*мускари незамеченный* — M. neglectum, табл. 10, *3*) или рыхлые (*мускари хохолковый* — M. comosum). Верхние бесплодные цветки более или менее отличаются от плодущих. Околоцветник плодущих цветков актиноморфный или зигоморфный, от почти шаровидного до цилиндрического, стянутый у зева, с 6 отогнутыми зубчиками, обычно голубой или синий, с белыми зубчиками, реже коричневый, зеленоватый, желтый или белый. Тычинки в 1 или 2 кругах, прикреплены к середине трубки и заключены в

ней. Семена, как у гиацинтеллы. Мускари опыляются пчелами или мелкими двукрылыми. Для привлечения насекомых у некоторых видов с невзрачными коричневато-зеленоватыми плодущими цветками имеются крупные стерильные верхние сине-фиолетовые цветки на длинных окрашенных цветоножках, образующие хохолок на вершине кисти. Плодущие цветки мускари гомогамные или слабопротогиничные. Многие виды мускари культивируют как декоративные растения и некоторые виды натурализовались в Европе, Северной Америке и Австралии. С XVI в. культивируется *мускари мускусный* (M. moschatum), имеющий сильный аромат.

Средиземноморский род *бримёра* (Brimeura) имеет 2 вида, у которых луковица возобновляется ежегодно и колокольчатые голубые или лиловые цветки имеют длинные прицветники.

По строению околоцветника (наличию трубки) и по серологическим данным (В. С. Чупов и Н. Г. Кутявина, 1981) близки кругу родства гиацинт — мускари, а также роду пролеска два рода — *пушкиния* (Puschkinia) и *хионодокса* (Chionodoxa). Род пушкиния с одним видом *пушкиния пролесковидная* (P. scilloides, табл. 10, *6*) обитает в Западной Азии в среднегорном поясе до высоты 3000 м. Окраска цветков у нее варьирует от кремового до почти белого или голубого цвета с темной жилкой посередине сегментов. Тычинки прикреплены к разделенной на лопасти коронке или привенчику, образованному между тычинками и околоцветником (рис. 45, *1*, *2*). Семена, подобно семенам некоторых птицемлечников, не имеют отграниченных масляных придатков, у них масла, привлекающие муравьев, содержатся в наружной оболочке. У восточносредиземноморского рода хионодокса, насчитывающего примерно 6 видов, которые встречаются в горах у снежных пятен, нити тычинок шире, чем сами пыльники, и сложены в виде конуса вокруг столбика, как у птицемлечника Буше (рис. 45, *4*—*7*). Белые нити и желтые пыльники образуют светлый глазок у ярко-синего колесовидного околоцветника *хионодоксы сардыской* (C. sardensis, табл. 10, *5*). У этого вида и у *хионодоксы Люсили* (C. luciliae, табл. 10, *4*) с голубым околоцветником известны формы с розовыми и белыми цветками. Хионодоксы широко культивируют как декоративные растения. Семена обоих видов имеют придатки одинаковой формы, но отличные по размеру (рис. 45, *8*). Придаток хионодоксы похож по форме на придаток пролески двулистной, но представляет собой ариллус, образовавшийся в области семяножки (Г. А. Комар, 1974, 1978).

Перейдем теперь к группе африканских родов. Род *лашеналия* (Lachenalia) насчитывает

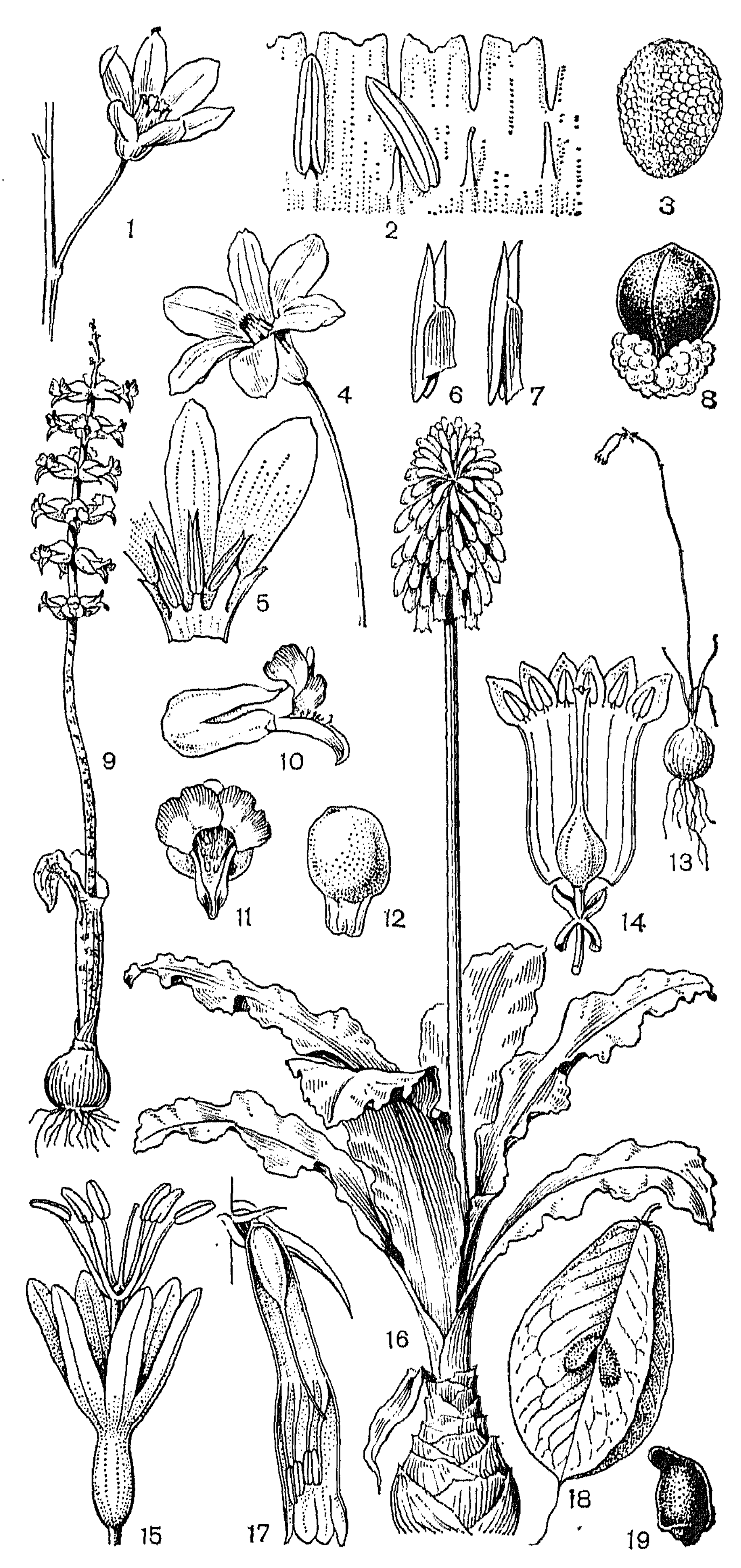


Рис. 45. Лилейные: триба гиацинтовых.

Пушкиния пролесковидная (Puschkinia scilloides): *1* — цветок; *2* — коронка с тычинками; *3* — семя. Хионодокса Люсили (Chionodoxa luciliae): *4* — цветок *5* — часть околоцветника с тычинками; *6*, *7* — диморфные тычинки (видна тычиночная нить); *8* — семя. Лашеналия мутовчатая (Lachenalia verticillata): *9* — общий вид; *10* — цветок, вид сбоку; *11* — цветок, вид спереди; *12* — семя. Литантус крохотный (Litanthus pusillus): *13* — общий вид; *14* — цветок в разрезе. Андросифон капский (Androsiphon capensis): *15* — цветок. Вельтгеймия прицветниковая (Veltheimia bracteata): *16* — общий вид; *17* — цветок в разрезе; *18* — плод; *19* — семя.

около 90 видов (В. Баркер, 1978), произрастающих в Южной и Юго-Западной Африке, преимущественно в Капской области. Это некрупные растения с ежегодно возобновляющейся луковицей, имеющей влагалищную чешую и составленной замкнутыми чешуями у широколистных видов и незамкнутыми — у узколистных видов (М. В. Баранова, 1976). Листья от одного до многих, часто трубчатые в основании и пятнистые (рис. 45, *9*). Околоцветник обычно зигоморфный, сегменты образуют трубку; они белые, желтые, красные, синие или зеленые. Внутренние сегменты равны наружным или длиннее их: у наружных сегментов на кончиках обычно темноокрашенные вздутия или пятнышки (табл. 10, *7*). Некоторые виды опыляются дневными бабочками, а *лашеналия трехцветная* (L. tricolor) с поникшими длиннотрубчатыми цветками, у которых наружные сегменты красные, а внутренние длинные сегменты желтые, с зелеными кончиками, опыляется птицами. Семена лашеналий шаровидные, черные, с придатком, аналогичным придатку семян у пролески сибирской.

Эндемичный для Южной Африки монотипный род *литантус* (Litanthus) с видом *литантус крохотный* (L. pusillus) часто встречается в тенистых местах в лесах, в трещинах скал (рис. 45, *13*, *14*). Это мелкое, субтильное растение, у которого 1—3 узколинейных листочка появляются обычно после цветения. Во время цветения на тоненьком цветоносе распускается один колокольчатый белый или розоватый цветочек длиной 2—5 мм, который открывается после полудня и, по мнению С. Фогеля (1954), соответствует цветкам, опыляемым пчелиными.

Два монотипных рода *андросифон* (Androsiphon, рис. 45, *15*) и *амфисифон* (Amphisiphon) имеют чрезвычайно ограниченное распространение в Капской области — район Кальвинии, где, кроме них, встречаются еще такие же карликовые, почти бесстебельные розеточные лилейные, как *поликсена* (Polyxena) и *массония* (Massonia). Род поликсена (2 вида) широко распространен в кустарниковых, травянистых и полупустынных типах растительности Капской области. Этот род Дж. Джессоп (1976) присоединил к капским видам гиацинта, уменьшив общее число видов до двух. Поликсена отличается от азиатских видов гиацинта луковицей, которая ежегодно возобновляется и, кроме листовых и низовых чешуй, имеет еще влагалищную чешую, сегментами околоцветника — белыми или розовыми, тычинками, двурядными, прикрепленными ниже или в зеве трубки. Цветки поликсены ароматны и опыляются пчелиными.

В прибрежной зоне Капской области встречаются оба вида рода *вельтгеймия* (Veltheimia). *Вельтгеймия капская* (V. capensis) с сизыми листьями и луковицей, имеющей продолжительный период покоя, приурочена к западной части области, а *вельтгеймия прицветниковая* (V. bracteata) с блестящими зелеными листьями и луковицей без периода покоя — к восточной части. Высота растений достигает 50—80 см. Их луковицы составлены незамкнутыми листовыми и низовыми чешуями, имеют многолетние ветвящиеся корни и в пазухах чешуй луковички-детки. Цветки длиной до 2,5 см на коротких изогнутых цветоножках в пазухе крупного прицветника с маленьким боковым прицветничком (рис. 45, *17*). Околоцветник розоватый, образует слегка изогнутую цилиндрическую трубку пергаментной консистенции, с короткими отклоненными зубчиками (рис. 45, *17*). Нити тычинок прикреплены примерно к середине трубки, низбегающие; столбик длинный и тонкий. Вельтгеймия, подобно орнитофильным лашеналиям, имеет признаки цветка, опыляемого птицами. Коробочки вздутые, очень легкие, с большими крыловидными выростами. Когда они падают на землю, ветер, ударяя в крылья, как в лопасти турбины, катит плод по земле (анемогеохория), и из него высыпаются семена. В каждом гнезде завязи по 2 семязачатка, но развивается в семя только один.

Ближайшим к вельтгеймии родом является монотипный род *псевдогальтония* (Pseudogaltonia) с видом *псевдогальтония булавовидная* (P. clavata), встречающимся от Анголы до Капской области. Она отличается крупной луковицей с волокнистыми остатками влагалищ листьев, сочными листьями, бледно-зелеными цветками длиной до 4 см на длинных повислых цветоножках.

В Драконовых горах в Южной Африке встречаются оба вида *гальтонии* (Galtonia) с пахучими белыми или зеленоватыми трубчато-воронковидными повислыми цветками.

Род *дипкади* (Dipcadi) насчитывает примерно 30 видов, распространенных в Африке, на Мадагаскаре (3 эндемичных вида), на Сокотре и в Индии, а также по 1 виду в Южной Европе и Средней Азии. Цветки зеленые или коричневые, иногда с желтым, красным или белым на внутренней поверхности отогнутых кончиков сегментов, внизу сросшихся на 2/3 в трубку, а вверху сближенных. Наружные сегменты продолжаются в короткие до длинных хвостовые придатки, иногда красноватые и испускающие ночью запах, привлекающий ночных бабочек. Семена плоские. Некоторые виды дипкади съедобны, другие — ядовиты.

Род *родокодон* (Rhodocodon), имеющий 8 видов, эндемичен для Мадагаскара; 7 наземных или наскальных видов встречаются в центре

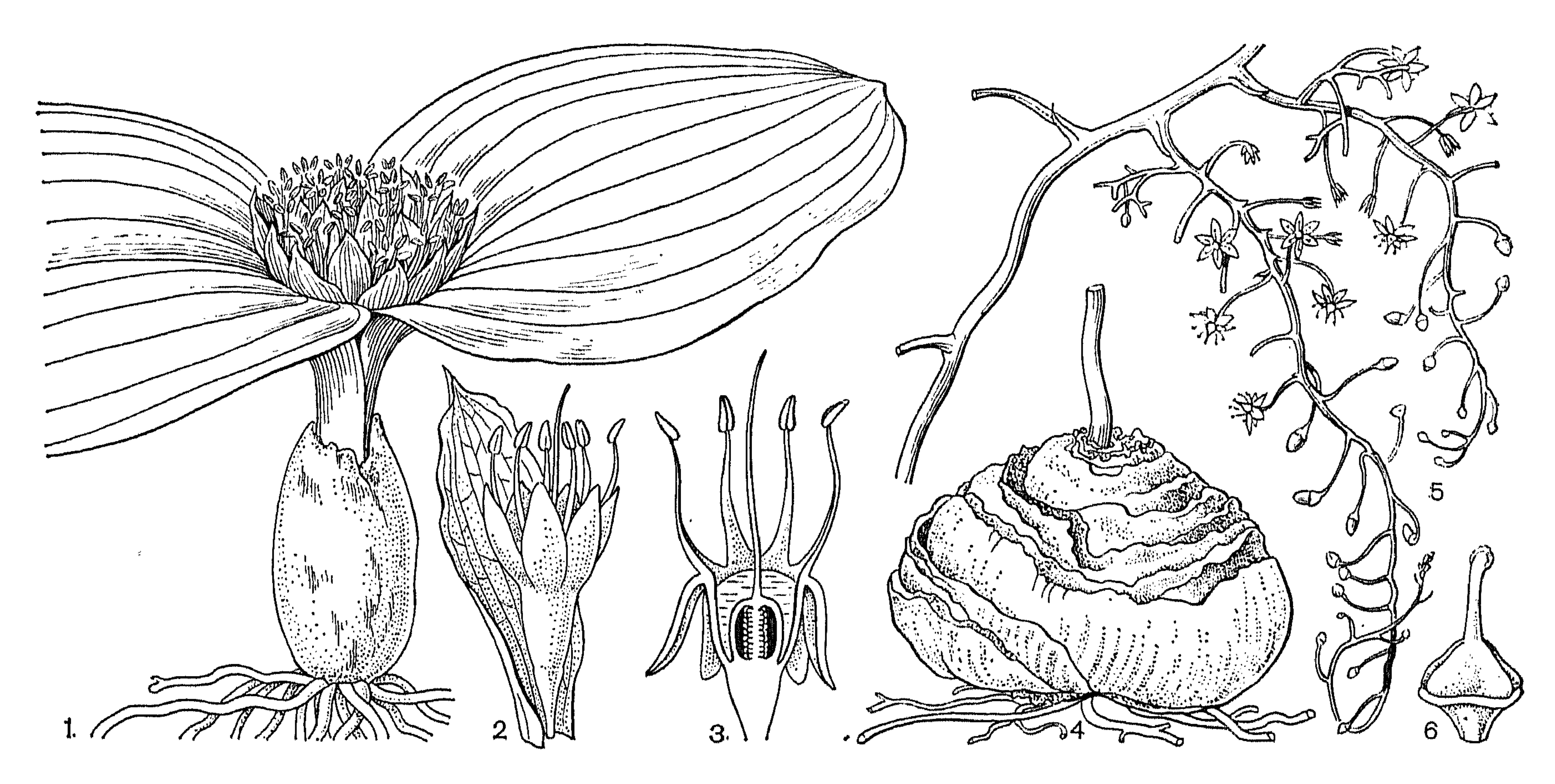


Рис. 46. Лилейные: трибы массониевые и бовиеевые.

Массония прижатая (Massonia depressa): *1* — общий вид; *2* — цветок с прицветником; *3* — цветок в разрезе, видна трубка околоцветника, наполненная нектаром. Бовиея вьющаяся (Bowiea volubilis): *4* — луковица; *5* — часть соцветия; *6* — гинецей.

или на западе острова, а *родокодон ургинеевидный* (R. urgineoides) — эпифит, произрастающий на востоке, во влажном тропическом лесу, в горах на высоте до 2000 м, где спорадически встречается на стволах деревьев, покрытых мхом. Это растение высотой 30—40 см с небольшой луковицей, 2—5 узкоэллиптическими листьями и цветоносом с 20—25 цветками. Прицветники внизу со шпорцем. Околоцветник колокольчатый, длиной 7—8 мм, белый, с зеленоватыми зубчиками. Семена, в отличие от остальных видов, плоские, с крыловидной каймой.

Триба *массониевых* (Massonieae) включает 2 рода — *массония* (Massonia) и *добения* (Daubenya), виды которых распространены в Южной Африке, преимущественно в Капской области, в сухих районах, на открытых местах, на глинистой, каменистой или песчаной почве. Они зацветают в период зимних дождей и, как свойственно эфемероидам, вегетируют не более 2 месяцев. Это мелкие, розеточные, почти бесстебельные растения с 2 супротивными распластанными по земле листьями (рис. 46, *1*), обычно широко-обратнояйцевидными, несколько мясистыми, голыми, волосистыми, с пупырышками или мелкоигольчатыми, иногда пятнистыми, охватывающими основание цветоноса. Цветонос короткий, подземный, с головчатым или щитковидным соцветием, расположенным на уровне земли. Цветоножки короткие, часто мясистые. Цветки многочисленные, прямостоячие, находятся в пазухах крупных зеленоватых прицветников (рис. 46, *2*), причем наиболее крупные прицветники краевых (нижних) цветков образуют как бы обертку всего соцветия. Сегменты околоцветника сросшиеся в трубку. Тычинки прикрепляются к зеву трубки и обычно превышают сегменты околоцветника. Пыльники качающиеся, различной окраски. Столбик шиловидный с крошечным рыльцем. Семена шаровидные, черные.

Род массония вместе с присоединенным к нему родом *необейкерия* (Neobakeria) насчитывает 8 видов (Дж. Джессоп, 1976). Луковица массонии находится у поверхности почвы и не превышает в диаметре 2(3) см. Она ежегодно возобновляется и, подобно широколистным лашеналиям, имеет одну тонкую замкнутую влагалищную чешую, которая охватывает сочные запасающие чешуи, представленные основаниями базальных листьев и 1—3 низовыми чешуями. Вегетативное размножение у луковиц слабое (М. В. Баранова, 1976). Околоцветник обычно с длинной (до 20 мм) трубкой и продолговатыми прямостоячими или отклоненно отогнутыми сегментами, обычно розовыми, белыми или зелеными. Тычинки однорядные, иногда нити тычинок в основании спаяны, образуя вместе с трубкой околоцветника бокал, до краев наполненный нектаром, который выделяют септальные нектарники (рис. 46, *3*). Цвет-

ки обычно имеют приятный запах. Широко распространенную в Капской области *массонию колючую* (M. echinata), у которой длина трубки околоцветника около 5 мм, опыляют пчелы. *Массонию жасминоцветковую* (M. jasminiflora), имеющую трубку длиной до 20 мм и диаметром около 1 мм, посещают дневные бабочки с длинным хоботком. У *массонии прижатой* (M. depressa, рис. 46, *1—3*) желто-зеленые мясистые цветки имеют трубку околоцветника длиной около 20 мм и с диаметром зева около 12 мм. В широком зеве цветков блестит скопившийся нектар, привлекая птиц, которые, высасывая его, касаются клювом вверх стоящих тычинок и переносят пыльцу.

Второй род трибы — *добения* (Daubenya) — с одним видом *добения золотистая* (D. aurea) имеет ограниченное распространение: маленький район Юго-Западного Карру в Капской области с годовым количеством осадков 250 мм. Она встречается на высоте 1350—1450 м над уровнем моря, где растет на тяжелых глинистых почвах. Попадаются популяции с красными или желтыми цветками, реже переходные формы и оранжевые, которые ранее принимались за самостоятельные виды. Добения очень похожа по облику на массонии, но отличается сильно зигоморфными краевыми цветками с косой трубкой околоцветника. Наружные 3 сегмента краевых цветков обратнояйцевидные, крупные, длиной до 4 см, лежат на двух супротивных листьях и на земле; 3 других сегмента длиной до 4 мм. Внутренние цветки более или менее актиноморфные, с редуцированными сегментами. Тычинки прикреплены у основания в зеве косой трубки и поэтому имеют разные уровни. Яркая окраска и форма цветков — приспособление к опылению их птицами.

Триба *хлорогаловых* (Chlorogaleae) включает 2 американских рода с немногочисленными представителями, у которых луковица ежегодно замещается и составлена основаниями базальных листьев и низовыми чешуями. Сегменты околоцветника свободные.

Род *хлорогалум* (Chlorogalum) насчитывает 5 видов, распространенных преимущественно в Калифорнии на сухих открытых равнинах, холмах или горных склонах, на глинистой или каменистой почве. Луковица хлорогалумов имеет оболочки, тонкие, пленчатые или толстые, с жесткими волокнами (*хлорогалум послеполуденный* — C. pomeridianum). Базальные листья многочисленные, линейные, распростертые. Стеблевые листья редуцированные, вверху преобразованные в пленчатые прицветники. Соцветие ветвистое, метельчатое. Цветки белые, розовые, голубые. У одних видов цветки открываются днем, у других — к вечеру. Так, у хлорогалума послеполуденного каждый цветок остается открытым только несколько часов. Цветок раскрывается внезапно, часам к 4 дня; до наступления ночи его интенсивно посещают пчелы, после чего он закрывается. Сегменты околоцветника скручиваются после цветения и остаются при плодах. Тычинки с качающимися пыльниками. Столбик тонкий, с 3-лопастным рыльцем. Семена почти шаровидные, обычно по 2 в каждом гнезде. Лишь хлорогалум послеполуденный размножается вегетативно путем деления луковицы. Некоторые виды используют для бордюрных посадок. Луковицы хлорогалума послеполуденного используют как заменитель мыла.

Род *камассия* (Camassia) объединяет 7 видов, из которых 6 распространены в Северной Америке и 1 вид — *камассия двуцветковая* (C. biflora) — встречается на западе Южной Америки в Андийской области. Камассии, в отличие от хлорогалумов, встречаются во влажных местах, на горных лугах, в прериях, на травянистых склонах, которые, если не постоянно, то, во всяком случае, весной, во время вегетации растений, бывают увлажнены. Базальные листья многочисленные, линейные. Цветонос высотой до 1 м. Кистевидное соцветие обычно многоцветковое, с довольно крупными прицветниками. Цветки крупные, актиноморфные или слегка зигоморфные, преимущественно голубые, синие, фиолетовые. Сегменты околоцветника остающиеся при плодах, чаще скрученные над завязью. Тычинки с качающимися пыльниками. Столбик нитевидный, с 3-лопастным рыльцем. Семена черные, обратнояйцевидные, по 2—5 и более в каждом гнезде. На западе Северной Америки, где камассии растут большими колониями, луковицы их служат пищей индейцам местных племен.

Триба *бовиеевых* (Bowieae), относимая ранее к подсемейству асфоделовых (Asphodeloideae), близка к пролесковым, о чем свидетельствуют биохимические данные (Р. Хегнауэр, 1963), строение семян (Г. Хубер, 1969), жизненная форма (А. П. Хохряков, 1975) и строение луковицы (М. В. Баранова, 1976). Представители трибы, куда относятся 2 африканских рода — *бовиея* (Bowiea) и *схизобазис* (Schizobasis) — имеют базальные листья, которые рано (до начала цветения) засыхают и опадают; цветонос прямостоячий или лазающий, сильно ветвистый, безлистный, зеленый, функционирует как ассимилирующий орган и потому сохраняется после плодоношения до конца сезона. Прицветники со шпорцем, рано опадающие. Цветки представителей трибы бовиеевых многочисленные, мелкие, распускаются летом, запаха не имеют. Сегменты околоцветника распростертые, свободные. Семена немногочисленные, черные.

В роде бовиея 2 вида. *Бовиея вьющаяся* (B. volubilis, рис. 46, *4—6*), цветонос которой достигает в высоту нескольких метров, широко распространена в Южной Африке, захватывает юг Юго-Западной Африки и доходит до Кении. Она встречается чаще среди кустарников и деревьев, особенно вдоль берегов рек, но также и в сухих районах, обычна на галечнике. В тропической Африке, в Кении встречается близкий ей вид *бовиея килиманджарская* (B. kilimandscharica), обильно покрывающая соседние растения и скалы в горах до уровня 2300 м. Ее оттопыренные суккулентные конечные веточки и цветоножки опираются на вечнозеленые кустарники или камни, поддерживая свой основной стебель. Луковица у бовиеи часто находится на поверхности почвы и зеленеет на свету. Она крупная, достигает в диаметре 15 см и состоит из 7—10 полузамкнутых, очень сочных чешуй, принадлежащих 2—3 вегетационным циклам. В одном цикле формируются 2 листа и 1—2 низовые чешуи. Корни многолетние, ветвящиеся. В пазухах чешуй закладываются луковички-детки (М. В. Баранова, 1976). Луковицы ядовиты. Из луковиц бовиеи вьющейся получены гликозиды, подобные гликозидам дримии морской, обладающие высокой кардиотонической активностью. Цветки бовией зеленые. Сегменты околоцветника остаются при плодах.

Род схизобазис имеет 2 вида, распространенных в Южной и Юго-Западной Африке. У схизобазиса луковица составлена черепитчатыми чешуями, съедобная. Цветонос прямостоячий или лазающий. Цветки белые или бледнорозовые, ночные. Сегменты околоцветника опадают при плодах.

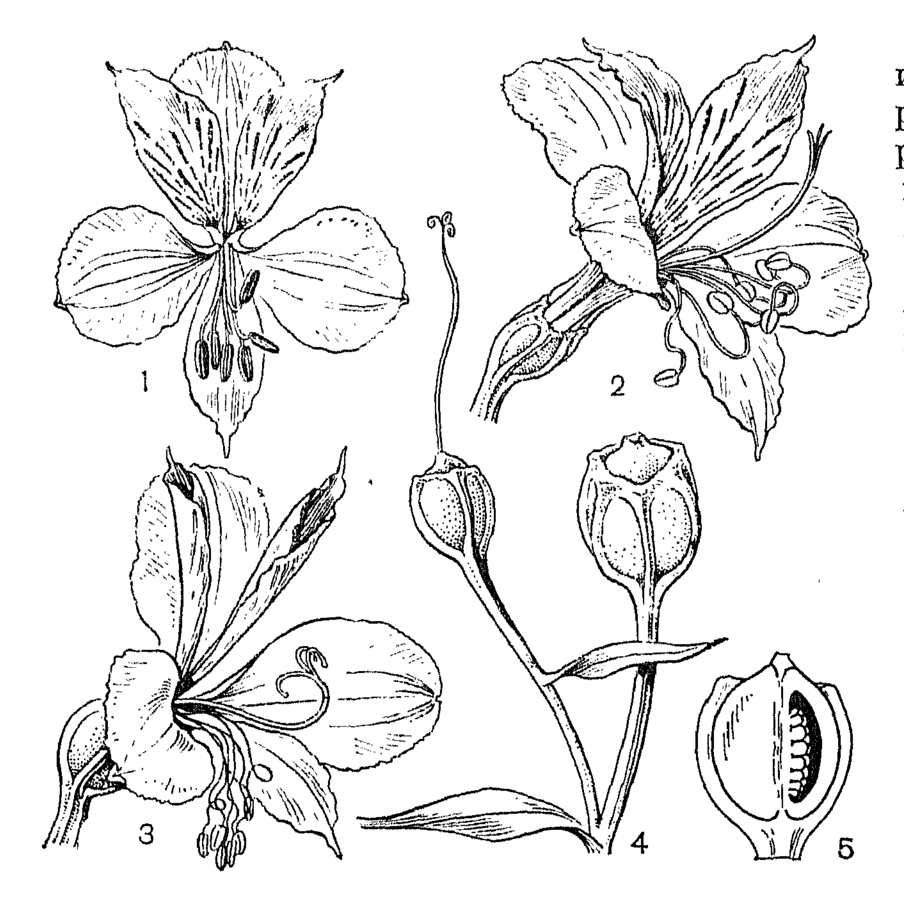
СЕМЕЙСТВО АЛЬСТРЁМЕРИЕВЫЕ (ALSTROEMERIACEAE)

Семейство альстрёмериевых объединяет 4 рода и свыше 200 видов, распространенных главным образом в Южной Америке. Лишь несколько видов рода *бомарея* (Bomarea) встречаются в центральных районах Мексики. Большинство альстрёмериевых — обитатели влажных низинных и горных тропических и субтропических лесов. Однако некоторые представители встречаются в высокогорьях, поднимаясь до высоты 4000 м над уровнем моря, и в пустынных районах. Наибольшее число видов принадлежит родам бомарея (150 видов) и *альстрёмерия* (Alstroemeria — 50 видов).

Семейство представляют корневищные травы с сочными веретеновидными и волокнистыми корнями с прямостоячими или лазающими стеблями или лианы. Листья на стеблях очередные, цельные, линейные, ланцетные или яйцевидные, голые или опушенные, сидячие или короткочерешковые. Особенностью большинства представителей семейства является перекручивание черешка листа на 180°, так, что морфологически нижняя его сторона располагается сверху, а верхняя — снизу. Интересно отметить, что черешок первого листа сеянца у альстрёмерий также уже перевернут. Эпидерма листа с аномоцитными устьицами. Сосуды обнаружены только в корнях, членики сосудов с простой перфорацией.

Цветки собраны в верхоцветные простые или сложные зонтиковидные или головчатые (*леонтохир* — Leontochir) соцветия, окруженные при основании листьями, или реже одиночные (*шикенданция* — Schickendantzia). Цветки довольно крупные, диаметром до 5 см, актиноморфные или зигоморфные (альстрёмерия, рис. 47, табл. *11*, *12*), желтые, красные, оранжевые, фиолетовые с темными штрихами или пятнами, обычно без запаха. Околоцветник из 6 свободных сегментов, расположенных в 2 круга. Сегменты околоцветника ланцетные или лопатчатые, с оттянутыми, узкими, в виде длинных ноготков основаниями, иногда сегменты наружного круга по длине и окраске отличаются от сегментов внутреннего круга (бомарея). В основании последних в виде узкой борозды находятся нектарники. Тычинок 6, расположены они в 2 круга. Их нити длинные, свободные, голые или в основании коротко опушены (альстрёмерия, бомарея), прикреплены к подпестичному диску. Пыльники удлиненные, они как бы насажены основанием сверху на ось тычиночной нити, их гнезда сросшиеся и вскрываются боковой продольной щелью, связник несколько возвышается над гнездами пыльников. Пыльцевые зерна крупные (длина большей оси зерна до 100 мк у альстрёмерии), с одной узкой и длинной бороздой, нередко переходящей на проксимальную сторону зерна (бомарея); экзина сетчатая или ямчатая. Гинецей синкарпный с центрально-угловой плацентацией (альстрёмерия, бомарея) или паракарпный с париетальной плацентацией (леонтохир, шикенданция), с многочисленными семязачатками. Завязь нижняя или полунижняя (бомарея); столбик нитевидный, трехгранный, долго не опадающий; рыльце цельное или трехлопастное.

Плод — локулицидная коробочка, более или менее усеченная, вскрывающаяся полностью от верхушки до основания (альстрёмерия) или только на верхушке (бомарея, леонтохир), иногда с разбрасывающим семена механизмом. Семена многочисленные, шаровидные с мелкобугорчатой семенной кожурой и длинным узким семенным швом, с обильным эндоспермом и маленьким прямым зародышем.



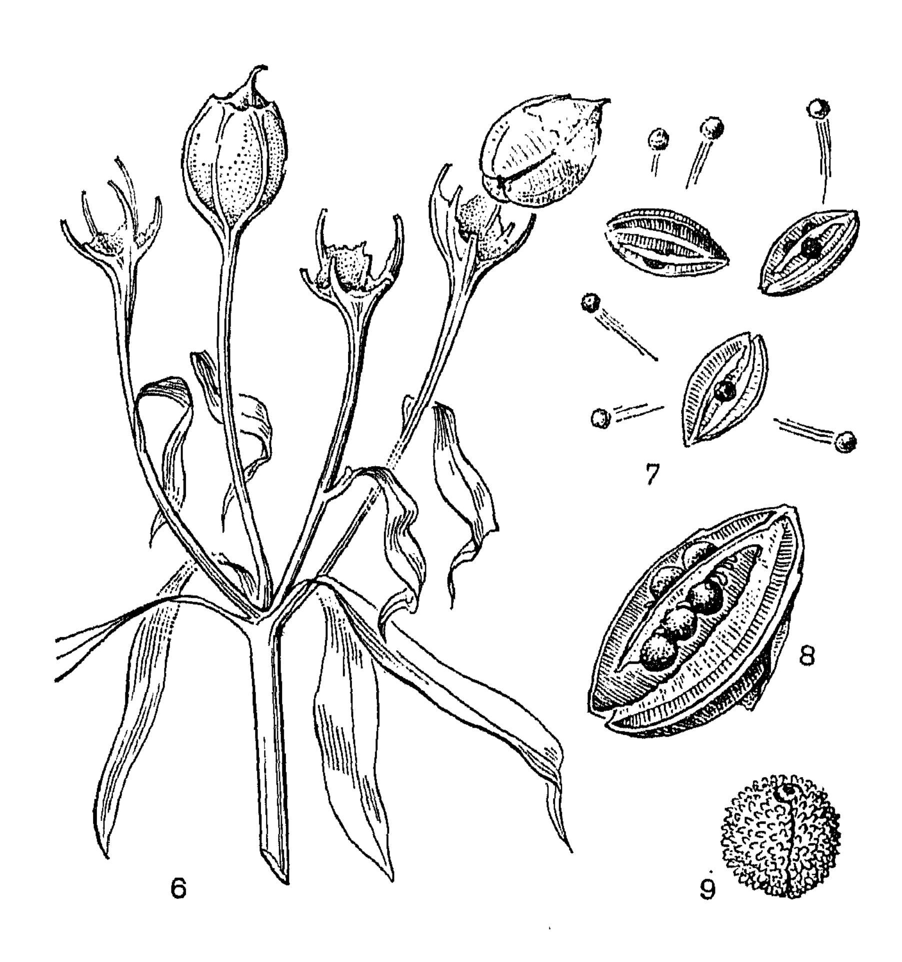


Рис. 47. Альстрёмерия золотистая (Alstroemeria aurantiaca):

1 — только что раскрывшийся цветок; *2* — он же в стадии вскрывания пыльников; *3* — он же после опыления; *4* — молодой плод; *5* — продольный разрез плода; *6* — созревшие плоды; *7* — распавшиеся гнезда плода с семенами; *8* — общий вид гнезда плода с семенами; *9* — семя.

Род альстрёмерия был описан К. Линнеем и назван по имени шведского ботаника К. Альстрёмера. Он впервые привез К. Линнею образцы семян *альстрёмерии лигту* (A. ligtu) и *альстрёмерии пелегрина* (A. pelegrina) из Испании, где выращивали эти растения. Альстрёмерии широко распространены по всей Южной Америке. Это корневищные травы с прямыми стеблями. Условия произрастания альстрёмерий очень разнообразны. Они растут в тропических лесах (*альстрёмерия колокольчатоцветковая* — A. campaniflora, *альстрёмерия пиауисская* — A. piauhyensis), в пустыне Атакама в Чили (*альстрёмерия травянистая* — A. graminea, *альстрёмерия многолистная* — A. polyphylla), в Аргентине, в Патагонии на гальке по берегам озер (*альстрёмерия карликовая* — A. nana), в высокогорьях Анд Боливии и Перу на высотах до 4000 м над уровнем моря (*альстрёмерия снежная* — A. nivalis). В нотофагусовых лесах и на полузаболоченных лугах растут виды альстрёмерии с длинными, сильно ветвящимися корневищами, залегающими у поверхности почвы на глубине 5—7 см (*альстрёмерия золотистая* — A. aurantiaca, табл. 12, *3*). Виды открытых сухих районов отличаются плотными короткими корневищами, которые расположены в почве на значительной глубине — до 60 см. По внешнему виду альстрёмерии очень различны. Наряду с видами, имеющими стебли высотой до 180 см и соцветия с 30 и более цветками (*альстрёмерия бразильская* — A. brasiliensis), встречаются виды карликовых размеров, едва заметные над землей, высотой 3—8 см, с одним цветком (альстрёмерия карликовая). Нельзя не отметить, что немало видов альстрёмерий (например, *альстрёмерия хорошенькая* — A. pulchella, табл. 11, *1* или *альстрёмерия амазонская* — A. amazonica) формируют два типа побегов — репродуктивные и вегетативные. На вегетативных побегах листья крупные, многочисленные, обычно сближены у верхушки, образуют подобие мутовки, а на репродуктивных побегах листья мелкие, равномерно и редко расположены.

Оранжевые, красные, сиреневые цветки альстрёмерий очень декоративны и издавна выращивались на родине в садах под названием «перуанская лилия» или «лилия инков» (табл. 11 и 12).

Интересны приспособления к перекрестному опылению у зигоморфных альстрёмерий. Яркая окраска цветков, пыльца и нектар привлекают опылителей — пчел и колибри (Х. Стинсон, 1942; В. Грант, 1966). Указателем места нектара, который скапливается в основаниях двух верхних сегментов околоцветника внутреннего круга, служат темные штрихи на них. Цветки альстрёмерий протандричны. При рас-

крывании цветков тычиночные нити с пыльниками располагаются вначале горизонтально (рис. 47, *1*). При созревании пыльников (первыми созревают пыльники тычинок наружного круга) тычиночные нити загибаются вверх, а затем скручиваются спирально в верхней части, располагая пыльник так, что он оказывается на пути к двум верхним нектароносным сегментам околоцветника. Несколько позже то же происходит и с тычинками внутреннего круга. При сборе нектара на опылителя неизбежно попадает пыльца и переносится им на другой цветок. Любопытно, что после опыления нектароносные сегменты околоцветника блекнут, плотно продольно скручиваются и закрывают доступ к нектарникам. Во время созревания пыльцы столбик с плотно сомкнутыми лопастями рыльца отогнут вниз, в противоположную от тычинок сторону. Лишь после вскрытия и опустошения пыльников столбик отгибается вверх, длинные лопасти его рыльца расходятся в стороны и оно готово принять чужую пыльцу. При отсутствии опылителей виды альстрёмерий способны к ветроопылению. Подобное явление наблюдал Х. Стинсон (1942) у альстрёмерии золотистой при выращивании ее на Тихоокеанском побережье США. В том случае, когда по каким-либо причинам опыление не произошло, растения самоопыляются.

Не менее интересен механизм раскрывания плода и разбрасывания семян у альстрёмерий. Кожистые трехгнездные коробочки при созревании разрывают охватывающее их сросшееся пленчатое основание сегментов околоцветника с 6 проводящими пучками, лопаются на верхушке и распадаются на три створки (рис. 47, *6—8*). При этом плаценты, расположенные в центре коробочки, отрываясь от ее основания, с силой разбрасывают в стороны шаровидные семена.

Практическое применение издавна находят сочные веретеновидные корни альстрёмерий. Они богаты крахмалом, состоящим из амилозы (30%) и амилопектина (70%). Зерна крахмала альстрёмерии лигту и *альстрёмерии чилийской* (A. chilensis) имеют очень сложную своеобразную форму. Крахмал корней используют в народной медицине и для изготовления высококачественного клея.

Особо следует отметить красоту цветков альстрёмерий, благодаря чему эти растения вызывают большой интерес у садоводов, которые в последние десятилетия проводят с ними активную селекционную работу. Получение полиплоидных крупноцветковых форм с различной окраской цветков и, что особенно ценно, со способностью сохранять декоративность в срезке до 30 и более дней (триплоидные сорта) явилось новым стимулом к дальнейшей работе с альстрёмериями. В настоящее время получено около 50 сортов.

Род *бомарея* (Bomarea) объединяет лазающие растения и лианы, которые произрастают на влажных лесных склонах, в кустарниковых зарослях, встречаются на сфагновых болотах и в горах, поднимаясь на высоту до 4200 м над уровнем моря. Это единственный род семейства, виды которого, кроме Южной Америки, встречаются в Центральной Америке, заходя на север до 20° с. ш. (*бомарея коротковолосистая* — B. hirtellus). Стебли бомарей длиной до 3—5 м оплетают кустарники и деревья (фейхоа, подокарпусы, дубы), или, не встречая опоры, их спутанные стебли лежат на земле. Некоторые виды засоряют посевы. Так, в Эквадоре и Колумбии злостным сорняком картофельных полей является *бомарея Кальдаса* (B. caldasii, табл. 11, *2*). Листья на стеблях очередные, достигают в длину 20 см и нередко густо опушены иногда длинными вьющимися волосками, что придает растениям своеобразный вид (*бомарея Кальбрейера* — B. kalbreyeri). Яркие красные, желтые, розовые цветки на цветоножках длиной до 25 см в свисающих зонтиковидных соцветиях привлекают колибри, которые, порхая в воздухе, собирают нектар из оснований внутренних пятнистых сегментов околоцветника и опыляют цветки. Обычно колибри привлекают красные цветки. Однако американскому исследователю В. Гранту (1966) в тропической Мексике не раз приходилось наблюдать, как колибри опыляют светло-розовые цветки *бомареи остролистной* (B. acutifolia).

Плоды бомареи — коробочки с толстым околоплодником — растрескиваются от верхушки почти до основания и висят, обнажая внутри яркие янтарно-оранжевые шаровидные семена, прикрепленные к плаценте. При ее ссыхании семена опадают. Есть также основания полагать, что яркая окраска семян бомарей привлекает птиц, которые, склевывая их, разносят семена на значительное расстояние. Своеобразную группу составляют карликовые одноцветковые виды бомарей, высота которых не превышает 5—8 см. Их плоды растрескиваются только на верхушке.

Бомареи известны главным образом как декоративные растения. Их крупные пониклые соцветия, насчитывающие нередко до 100 и более трубчатых, длиной до 5 см ярких цветков, очень красивы. Среди них особенно декоративны *бомарея патакохская* (B. patacocensis) с ярко-малиновыми цветками, произрастающая в Эквадоре и Колумбии, бомарея Кальдаса с оранжевыми цветками из Эквадора (табл. 11, *2*), *бомарея сильнейшая* (B. fortissima) с красными цветками из Перу и многие другие. Впервые

бомареи в Европе цвели в 1846 г. в Англии в садоводстве Вича. В 1926 г. в Англии Г. Банкс получил первые межвидовые гибриды бомарей.

Сладкие корневые клубни *бомареи яйцевидной* (B. ovata) под местным названием «улубайя» используют в пищу в Перу и Боливии, а настойку из клубней *бомареи салсиллы* (B. salsilla) применяют в народной медицине как обезболивающее средство.

Единственный вид рода леонтохир — *леонтохир Оваллье* (Leontochir ovallei) произрастает в горах Чили. Многочисленные прямые стебли растения высотой до 100 см густо покрыты широколанцетными с перевернутыми черешками листьями, которые заметно уменьшаются в размере вверх по стеблю. Красновато-оранжевые на коротких, длиной до 1 см, цветоножках, цветки собраны в плотные головчатые, почти шаровидные соцветия и расположены на верхушках стеблей. За некоторое сходство соцветия леонтохир называют на родине «лапой льва» или «когтями льва». Все сегменты околоцветника в цветке лопатчатые, с оттянутым узким основанием. Тычиночные нити длинные, пыльники прикреплены к ним основанием. Кеглевидная завязь одногнездная, с париетальной плацентацией. Столбик с трехлопастным рыльцем короче тычинок. Плод — ребристая коробочка, вскрывающаяся на верхушке. Мелкие шаровидные семена легко высыпаются из плода при ссыхании плаценты.

Род *шикенданция* (Schickendantzia) включает 2 вида, которые произрастают в горах Аргентины. Это прямостоячие травянистые одноцветковые растения, близкие роду альстрёмерия. Особенности опыления неизвестны.

СЕМЕЙСТВО ЛУКОВЫЕ (ALLIACEAE)

Семейство *луковых* объединяет около 30 родов и 650 видов, распространенных на всех континентах, кроме Австралии. Большинство видов сосредоточено в умеренных областях северного полушария (Ирано-Туранская, Средиземноморская, Атлантическо-Северо-Американская, Мадреанская флористические области). В Циркумбореальной области число видов невелико, но они играют значительную роль в образовании растительного покрова. Один вид — *лук скорода* (Allium schoenoprasum) — заходит в Арктику до 75° с. ш. (Новая Земля). Это северная граница ареала семейства. В южном полушарии (тропические и умеренные области Южной Америки и Африки) представлены главным образом монотипные и олиготипные роды (около 14), объединяющие приблизительно 70 видов, и в меньшей степени виды родов, основной ареал которых находится в северном полушарии. Ареал семейства в южном полушарии доходит почти до 50° ю. ш. в Патагонии (*тристагма патагонская* — Tristagma patagonicum).

Виды луковых очень разнообразны по своей экологической приуроченности и встречаются почти повсюду от высокогорий до побережья морей. Более того, иногда два близких вида имеют разную экологию: один сухолюбивый (*лук горный* — Allium montanum), другой, очень близкий к нему, влаголюбивый, растущий на влажных, богатых аллювиальной почвой лугах (*лук угловатый* — A. angulosum). Многие виды луков в Евразии — типичные луговые растения (*лук сибирский* — A. sibiricum, лук скорода, *лук монгольский* — A. mongolicum, *лук двузубчатый* — A. bidentatum, *лук душистый* — A. odorum и др.). Среди луков есть и сорняки сенокосных лугов, например *черемша*, или *лук победный* (A. victorialis). Многие виды луковых — обитатели лесов. Во влажных тенистых лесах на богатых гумусом почвах в громадных количествах встречается *лук медвежий* (A. ursinum). Характерный его запах распространяется далеко вокруг. Особенно часто растет он по оврагам в сообществе папоротников и осоки пальчатой (Carex digitata). В гирканских лесах Азербайджана и Ирана произрастает *лук странный* (A. paradoxum). Он имеет все характерные признаки рода лук, но крупные белые цветки делают его больше похожим на *белоцветник летний* (Leucojum aestivum) из семейства амариллисовых. В лесах средиземноморской области Европы (включая Крым) и Малой Азии растет *нектароскордум Диоскорида* (Nectaroscordum dioscoridis). На болотах в Америке растут некоторые виды рода *бродиея* (Brodiaea), в субтропическом поясе на сырых местах виды рода *трителея* (Triteleia), *нотоскордума* (Nothoscordum), *милла* (Milla). Среди луковых есть и обитатели засоленных почв (*муилла приморская* — Muilla maritima). Большинство же видов луковых, и притом наиболее своеобразные представители семейства, растут в степных и полупустынных областях низменностей и гор. Здесь наибольшее разнообразие форм луков — самого большого рода семейства. В высокогорьях Гималаев один из морфологически наиболее интересных представителей семейства — монотипный род *милула* (Milula), в полупустынях Калифорнии и Аризоны (США) — другой замечательный монотипный род семейства — *гесперокаллис* (Hesperocallis), в Андах — все роды своеобразной трибы *гилисиевых* (Gilliesiae).

Луковые — многолетние травы с луковицами, клубнелуковицами или иногда корневищами (триба *агапантовых* — Agapantheae). Корни обычно тонкие, нитевидные, но бывают и утолщенными. Толстые контрактильные корни мно-

гих луковых служат для втягивания луковицы на нужную глубину. Соцветие выносится на поверхность земли цветочной стрелкой, которая иногда выглядит как облиственный стебель, благодаря тому что листья снабжены влагалищами, охватывающими стрелку почти доверху. Луковицы морфологически очень разнообразны. Они бывают как одиночные, так и растущие на общем корневище. Первые, как правило, округлые и более мясистые, в то время как вторые узкие, удлиненные. Между этими крайними типами есть переходные формы, например у видов секции *цепа* (Cepa), к которой относится культурный *лук репчатый* (A. cepa). Луковицы у него крупные, округлые, но прикреплены по нескольку к общему корневищу, что можно наблюдать у дикорастущих видов, близких к луку репчатому. В культуре же у лука репчатого этот признак не выражен, так как он выращивается только в течение двух лет. Среди одиночных луковиц наиболее интересна сборная луковица, состоящая из маленьких узких луковичек, «зубков», например у хорошо всем знакомого *чеснока* (A. sativum). Луковицы характеризуются большим многообразием и по другим признакам. Наружные оболочки, которые защищают луковицы от неблагоприятных внешних воздействий, имеют различную консистенцию — толстые, кожистые или пленчатые, бумажистые, волокнистые, сетчатые. Последние образованы склеренхимными клетками с сильно утолщенными стенками. Листья луковых приземные (базальные), очередные, простые, трубчатые или чаще плоские, линейные, продолговатые, эллиптические, за редким исключением (лук победный, *лук функиелистный* — A. funkiifolium, рис. 48, *7—8* и др.), без черешков, с параллельным или дуговидным жилкованием, большей частью голые, но бывают и опушенные или по краю грубореснитчатые. Трубчатые листья имеют внутри полость, возникшую в результате разрушения бесхлорофилльной паренхимы. Цветки собраны в верхушечные зонтики, за исключением рода милула, у которого соцветие — колос, и гесперокаллиса, имеющего кистевидное соцветие. Зонтики луковых разнообразны как по количеству цветков в соцветии (от 1 до 500 и более), так и по длине цветоножек; у основания цветоножек часто имеются прицветнички. Зонтик до цветения окутан покрывалом из 1—2—5 сросшихся листочков, различающихся по форме и размерам. Цветки обычно маленькие, 3—10 мм, но бывают до 2,5 см (например, у видов рода *бревуртия* — Brevoortia), даже до 4 см (у гесперокаллиса, *агапантусов* — Agapanthus, *тульбагии* — Tulbaghia). Они обоеполые, актиноморфные, редко зигоморфные. Околоцветник состоит из 6 свободных или

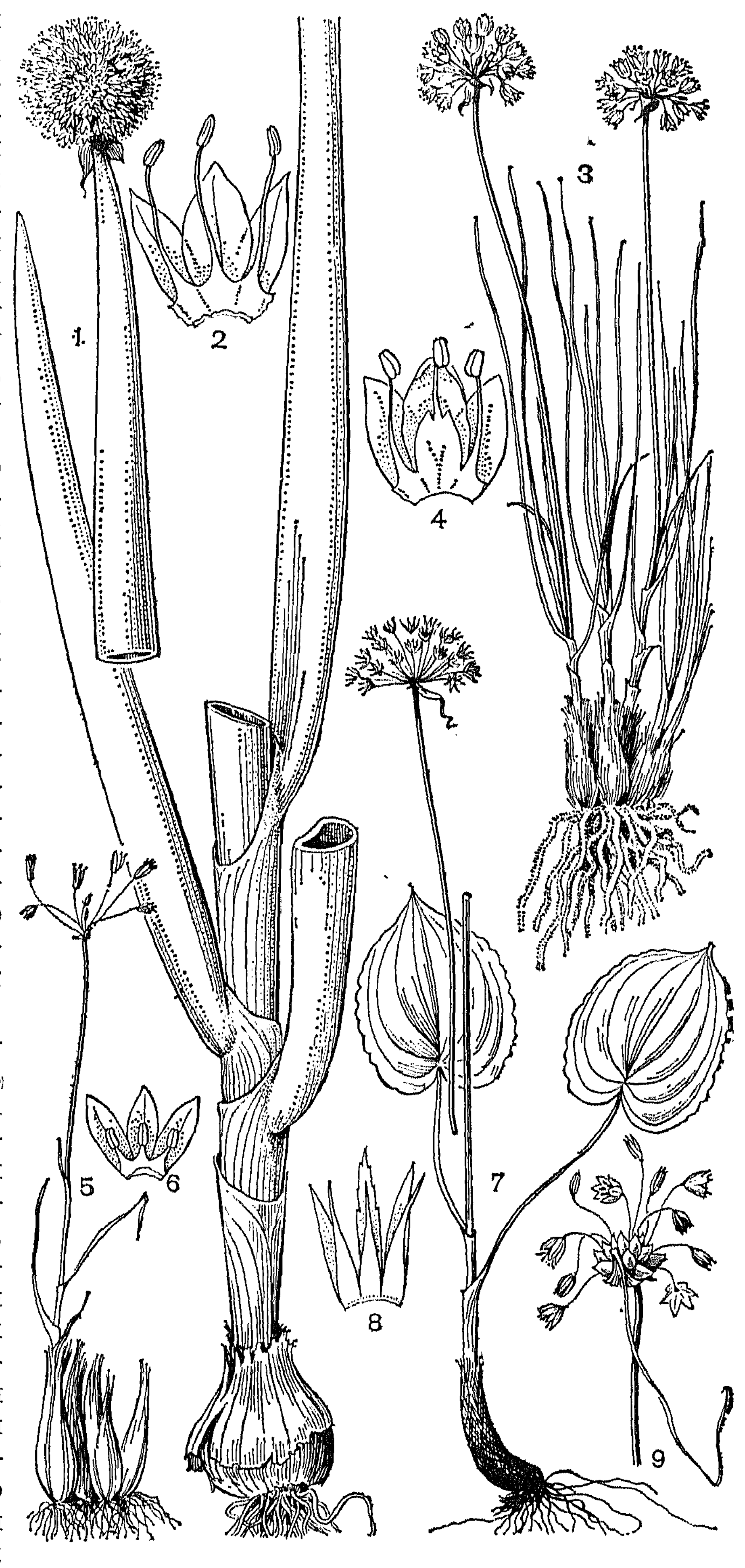


Рис. 48. Луковые.

Лук алтайский (Allium altaicum): *1* — общий вид; *2* — сегменты околоцветника с тычинками. Лук многокорневой (A. polyrhizum): *3* — общий вид; *4* — сегменты околоцветника с тычинками. Лук щетинолистный (A. setifolium): *5* — общий вид; *6* — сегменты околоцветника с тычинками. Лук функиелистный (A. funkiifolium): *7* — общий вид; *8* — сегменты околоцветника с тычинками. Лук огородный (A. oleraceum): *9* — соцветие с луковичками при основании цветоножек и длинным листочком покрывала.

при основании сросшихся лепестковидных сегментов, расположенных в двух кругах. Сегменты внутреннего круга иногда меньше наружных почти вдвое или отсутствуют, а при основании сегментов развит привенчик из 3—12 листовидных чешуек (триба гилизиевых). Сегменты околоцветника продолговатые, иногда с ноготком, с хорошо выраженными жилками в числе 1—7, в которых присутствует хлорофилл. Тычинок обычно 6, в двух кругах. Тычинки внутреннего круга часто отличаются от тычинок наружного круга расширенной уплощенной нитью и наличием зубцов; иногда фертильных тычинок 3, так как тычинки одного из кругов превращены в стаминодии (бродиея, *трихлора* — Trichlora, *эринна* — Erinna, *солярия* — Solaria и др.), иногда сильно видоизмененные (*левкокорина* — Leucocoryne, бревуртия) или редуцированы (*анкрумия* — Ancrumia). Пыльцевые зерна однобороздные, со слабо зернистой, морщинистой или сетчатой скульптурой экзины. Гинецей синкарпный, из 3 плодолистиков, с простым нитевидным столбиком, остающимся после цветения и созревания благодаря тому, что канал столбика доходит до дна завязи и там только открывается; завязь верхняя, 3-гнездная, с 1—2 или многими семязачатками в каждом гнезде. Плод — локулицидная коробочка, треугольная, наверху прижатая. Семена шаровидные, угловатые или сжатые, с толстой кожурой, черные, гладкие, диаметром около 3 мм. У некоторых видов (лук странный) семена с придатками (элайосомами) из паренхимных клеток, наполненных маслом. Зародыш маленький, с обильным эндоспермом. Характерный признак семейства луковых — присутствие в чешуях луковиц и зеленых листьях млечников, обычно членистых, заполненных млечным соком (латексом). Для представителей семейства луковых, за исключением рода нотоскордум и нескольких видов из родов лук, тульбагия, левкорина, тристагма, характерно также присутствие во всех тканях растения чесночного и близких к нему летучих масел. Эти масла содержат диалил дисульфид $C_6H_{10}S_2$ или диалил трисульфид $C_6H_{10}S_3$, определяющие специфический луковый или чесночный вкус и запах. Луковые — перекрестноопыляемые растения. Опылители цветков обычно насекомые (пчелы, мухи, жуки, бабочки), но есть виды с крупными яркими цветками (*дихелостемма* — Dichelostemma), опыляемые колибри. Насекомых привлекают окраска цветков, запах. В цветках луковых можно найти всю гамму цветов и их тончайших оттенков от чисто-белого до темно-бордового, почти черного. Часто цветки хорошо заметны для насекомых благодаря контрастной окраске сегментов околоцветника и пыльцы, окраске цветоножек (*лук Пачоского* — Allium paczoskianum), листочков покрывала (например, виды бревуртии). Большинство цветков луковых обладает приятным для человека запахом. На протяжении всего времени цветения выделяется большое количество нектара. Нектарники у большинства луковых септальные, представляющие собой нектарные щели, которые начинаются при основании плодолистиков и поднимаются до середины их высоты или до верхней трети; нектарные щели выстланы клетками в виде сосочков, не имеющих кутикулы и выделяющих нектар путем диффузии. Нектар вытекает через отверстия, расположенные внизу, в середине или на верхушке завязи, на дно цветка и собирается там, как в блюдце, между завязью и основанием 3 внутренних тычинок. У видов с открытыми звездчатыми цветками нектар доступен многим насекомым, а у видов с цветками, трубчатыми при основании, только длиннохоботковым насекомым. У видов некоторых родов наряду с септальными развиты стаминальные нектарники, например у видов нектароскордума, у которого при основании тычинок развиты нектароносные бугорки. А у видов гилисии как нектарники функционируют язычковидные выросты при основании сегментов околоцветника. Перекрестному опылению способствует протандрия или, реже, протогиния (*лук прямой* — A. strictum, *лук приземный* — A. chamaemoly, рис. 49, *8—9*). Раскрывание пыльников у протандричных видов (например, луков) начинается с тычинок внутреннего круга, нити которых быстро вытягиваются, выставляя пыльники наружу. Как только пыльники раскрылись двумя продольными щелями от верхушки вниз, тычинки склоняются наружу и интрорзные пыльники полностью сохраняют пыльцу для насекомого. После освобождения от пыльцы тычинки увядают и свешиваются наружу. С раскрыванием пыльников внутреннего круга начинается рост тычинок наружного круга. А после того как раскрылись последние, начинается быстрый рост столбика. И лишь после увядания всех тычинок рыльце бывает готово к восприятию пыльцы (на что указывает появление сосочков на его поверхности) и функционирует в течение нескольких дней. Интересно, что у самых нижних цветков соцветия развитие сильно задерживается; нити тычинок остаются прямыми, а пыльца остается в пыльниках, пока рыльце не достигнет зрелости. Это можно рассматривать как механизм, обеспечивающий самоопыление у какого-то количества цветков. Самоопыление у луковых происходит наряду с перекрестным довольно часто. Этому благоприятствует отсутствие самонесовместимости в цветках. Кроме того, механизмы, предохраняю-

щие от самоопыления, оказываются не очень действенными, так как у луков в соцветии обычно много цветков, находящихся к тому же в разных стадиях цветения, и самоопыление производят насекомые, прилетающие за нектаром и переползающие в соцветии с одного цветка на другой.

В соцветии луков нередко образуются луковички при основании цветоножек. Луковички эти округлые, зеленые или коричневые, лишенные кожистых оболочек и тем значительно отличающиеся от подземных, которые также нормально образуются у таких растений. У видов, образующих луковички в соцветии, наблюдаются разные степени подавления полового размножения. Эмбриологическими и цитологическими исследованиями этих видов установлено, что даже в тех случаях, когда семенное размножение по внешним признакам протекает нормально, наряду с обычным ходом процессов семенообразования отмечается целый ряд аномалий (ранняя дегенерация материнских клеток пыльцы и др.). У нескольких видов, образующих большое количество луковичек в соцветии, в первую очередь назовем наиболее широко известный и хорошо изученный чеснок, наблюдаются столь глубокие нарушения процессов полового размножения, что семенообразование почти не имеет места. В целом отмечена корреляция между вегетативной и семенной репродукцией: чем больше фертильной пыльцы, тем меньше продукция луковичек в соцветии. Вегетативное размножение особенно развито у полиплоидов. Большая роль при вегетативном размножении у луковых принадлежит луковицам и корневищам. Независимо от образования семян на луковицах из вегетативных почек, расположенных на донце, развиваются новые дочерние луковицы. Помимо этого, многие виды, например широко распространенный у нас *лук круглый* (A. rotundum), *лук виноградный* (A. ampeloprasum), образуют на луковицах очень мелкие, величиной с горошину, так называемые детки-луковички, также служащие для вегетативного размножения. Иногда детки-луковички образуются не на луковицах, а на верхушках листьев (*лук волшебный* — A. magicum).

Большинство луковых образует большое количество семян, и молодые растения размножаются исключительно семенным способом. Семена в природе распространяются ветром, реже животными, в том числе муравьями. Семян бывает очень много за счет большого количества коробочек в зонтике. В каждой камере коробочки одно, несколько или много семян, которые часто остаются там в течение долгого времени после созревания, хотя коробочка открывается достаточно широко для их освобож-



Рис. 49. Луковые.

Лук Шуберта (Allium schubertii): *1* — общий вид; *2* — сегменты околоцветника с тычинками. Лук мутовчатый (A. verticillatum): *3* — общий вид; *4* — коробочка с оставшимися столбиком, тычинками, сегментами околоцветника. Лук странный (A. paradoxum): *5* — общий вид; *6* — раскрывшаяся коробочка с оставшимися сегментами околоцветника; *7* — семя с элайосомой. Лук приземный (A. chamaemoly): *8* — общий вид; *9* — коробочка.

дения. Иногда коробочки поедаются овцами и другими животными, и семена распространяются с экскрементами, так как, проходя через пищеварительный тракт, они не повреждаются. Сухие растения предыдущих лет с жизнеспособными семенами, все еще заключенными в коробочки, часто можно встретить в природе. Постепенно они разносятся ветром по типу перекати-поле. Некоторые виды агапантусов и виды бродиеи имеют семена с пленчатой крыловидной окраиной, способствующей распространению их ветром. Иногда семена снабжены элайосомами (лук странный, лук медвежий), благодаря которым они растаскиваются муравьями. Луковички также распространяются на значительные расстояния ветром, дождем, при падении на них камней с обрывов, осыпях земли, разрушении скал и так далее. Распространению их ветром способствует наружная сухая очень легкая волокнистая или сетчатая оболочка. Луковички видов, растущих в прилиторальной зоне, например лука изменчивого, лука виноградного, переносятся морской водой. При этом луковичные оболочки обеспечивают плавучесть и защиту от намокания.

Согласно современным взглядам систематиков на семейство луковых, в нем выделяют 6 триб: *агапантовые* (Agapantheae), *луковые* (Allieae), *гесперокаллисовые* (Hesperocallideae), *гилисиевые* (Gilliesieae), *миллиевые* (Milleae) и *бродиеевые* (Brodiaeae).

Триба агапантовых объединяет 2 африканских рода — *агапантус* (Agapanthus) и *тульбагию* (Tulbaghia). Отличительные морфологические признаки этой трибы — воронковидный или цилиндрический околоцветник из сросшихся при основании сегментов, рыльце цельное, тычинки сросшиеся с трубкой околоцветника, в каждом из 3 гнезд завязи — многочисленные семязачатки, хорошо развитое короткое корневище, покрытое узкими основаниями листьев. Род агапантус (около 8 видов) целиком южноафриканский (Трансвааль, Наталь, Оранжевая провинция, Капская область). Это красивые растения с голубыми или белыми воронковидными, слегка зигоморфными цветками — по 20—30, иногда до 100 у *агапантуса восточного* (A. orientalis) в зонтичном соцветии с легко опадающим покрывалом из двух узких верховых листьев. В бутоне покрывало с открытым косым носиком, не полностью сросшимся, в отличие от других луковых. Отличительный признак рода — короткие пыльники на длинных нитях. При основании цветоноса длинные ремневидные листья, причем есть виды листопадные с ежегодно отмирающими листьями и вечнозеленые. Род тульбагия (около 30 видов) распространен в Южной и тропической Африке. Как и агапантусы, это крупные красивые растения, но отличаются кувшиновидным или цилиндрическим околоцветником с тремя мясистыми придатками у внутренних сегментов околоцветника, длинными пыльниками.

Триба *луковых* (Allieae) самая большая и разнообразная в семействе — 8 родов и около 550 видов, имеющих околоцветник свободный или сросшийся, открытый звездчатый или колокольчатый, очень редко с придатками у внутренних сегментов околоцветника, 6 тычинок, свободных или сросшихся между собой и с сегментами околоцветника, с покрывалом из 1—4 сросшихся долей, с хорошо выраженной луковицей. Центральное положение в трибе луковых занимает род *лук* (Allium), около 500 видов которого богато представлены почти по всему ареалу семейства: в Азии (несколько центров видового разнообразия), Европе (главный центр распространения — Средиземноморье), Северной Америке, Африке (несколько заходящих и близких к евразиатским видов). Род включает 6 подродов, 30 секций, большинство из которых состоит из нескольких групп родства. У луков актиноморфный околоцветник из 6 обычно свободных сегментов с одной жилкой, без придатков, 6 фертильных тычинок, также свободных или сросшихся между собой и с околоцветником; завязь верхняя; соцветие — большей частью шаровидный или полушаровидный зонтик, до цветения окутанный покрывалом, сросшимся из 2—4 долей; луковицы всегда развиты и очень разнообразны по характеру роста (одиночные или на корневищах), способности к делению и образованию луковичек-деток, по величине и форме, цвету, консистенции, жилкованию или сетчатости луковичной оболочки. Листья луков очень разнообразны: с черешками или безчерешковые, дудчатые, нитевидные, плоские (по форме линейные, продолговатые, овальные), одиночные или многочисленные. Общие родовые признаки в различных группах также выражены очень разнообразно, благодаря чему представители этих групп резко отличаются по внешнему виду. Наиболее близок к луку род *нектароскордум* (Nectaroscordum), насчитывающий 6 видов, похожих на крупные луки, но отличающихся дисковидными цветками с короткой трубкой и сегментами околоцветника с 3—7, а не с одной жилкой, покрывалом из одной доли. Ареал рода — Средиземноморье (включая Крым), Малая Азия, Иран, Закавказье. Другой близкий к лукам род — нотоскордум — распространен в Америке (1 вид в Северной, 15—16 видов в Южной) и Восточной Азии (2 вида). Сегменты околоцветников у нотоскордумов сросшиеся до середины, с одной жилкой; тычинок 6, приросших к основанию сегментов околоцветника; пыльники удлиненные; завязь 3-гнездная, с 6—12 семязачатками

в каждом гнезде; коробочка кожистая, 3-лопастная. Американские и восточноазиатские виды нотоскордумов представляют собой разные группы родства: у первых покрывало из двух листочков, у вторых — из одного. Род нотоскордум в семействе луковых — один из немногих исключений, не имеющий лукового запаха.

В трибу луковых входит наиболее своеобразный род семейства — милула с одним видом — *милула колосистая* (Milula spicata, рис. 50, *5*, *6*), обитающим в Восточных Гималаях. В отличие от остальных луковых у этого растения цилиндрическое колосовидное соцветие с покрывалом из одного острого листочка. Однако другие признаки милулы вполне соответствуют положению этого рода в трибе луковых: крупная луковица, линейные листья до одной трети цветоноса, до половины сросшийся околоцветник, 6 тычинок, 3 из них цельные, 3 с боковыми зубцами. Все растение имеет характерный луковый запах. Остальные монотипные и олиготипные роды этой трибы встречаются на ограниченных территориях в Северной и Южной Америке. Это *калоскордум* (Caloscordum), *гаравентия* (Garaventia), левкокорина, тристагма.

Триба гесперокаллисовых монотипная. Единственный представитель этой трибы — *гесперокаллис волнистый* (Hesperocallis undulata, рис. 50, *1*) — распространен в Калифорнии и Аризоне, где он обитает на сухих песчаных и каменистых местах. Это единственный вид в семействе луковых с длинным (10—30 см) кистевидным соцветием. При основании соцветия — крупные листочки обертки. Цветки воронковидные, длиной до 3—4 см, с 6 тычинками, скрытыми в трубке околоцветника. Луковица яйцевидная, покрытая оболочкой. Растение имеет характерный луковый запах.

Триба гилисиевых наиболее изолированная в семействе луковых, иногда выделяемая в самостоятельное семейство *гилисиевых* (Gilliesiaceae). В нее входят 9 монотипных и олиготипных родов, встречающихся исключительно в Андах. Выделяются среди луковых зигоморфными цветками с 3—6 тычинками, с чешуйками при основании сегментов околоцветника, напоминающих коронку амариллисовых. Цветки бывают зигоморфными благодаря неравным тычинкам, сросшимся в кувшиновидное косо срезанное образование (гилисия, трихлора, солярия и др.). К тому же 3 тычинки с одной стороны (нижние) фертильные, с другой (верхней) стерильные. Наиболее орхидный вид имеют цветки *гилисии злаковой* (G. graminea, рис. 50, *7*, *8*). Зигоморфия цветков бывает также за счет неравных сегментов внутреннего круга. Особенно это выражено у солярии, у которой один из сегментов внутреннего круга почти не развит. Зонтиковидное соцветие гилисие-

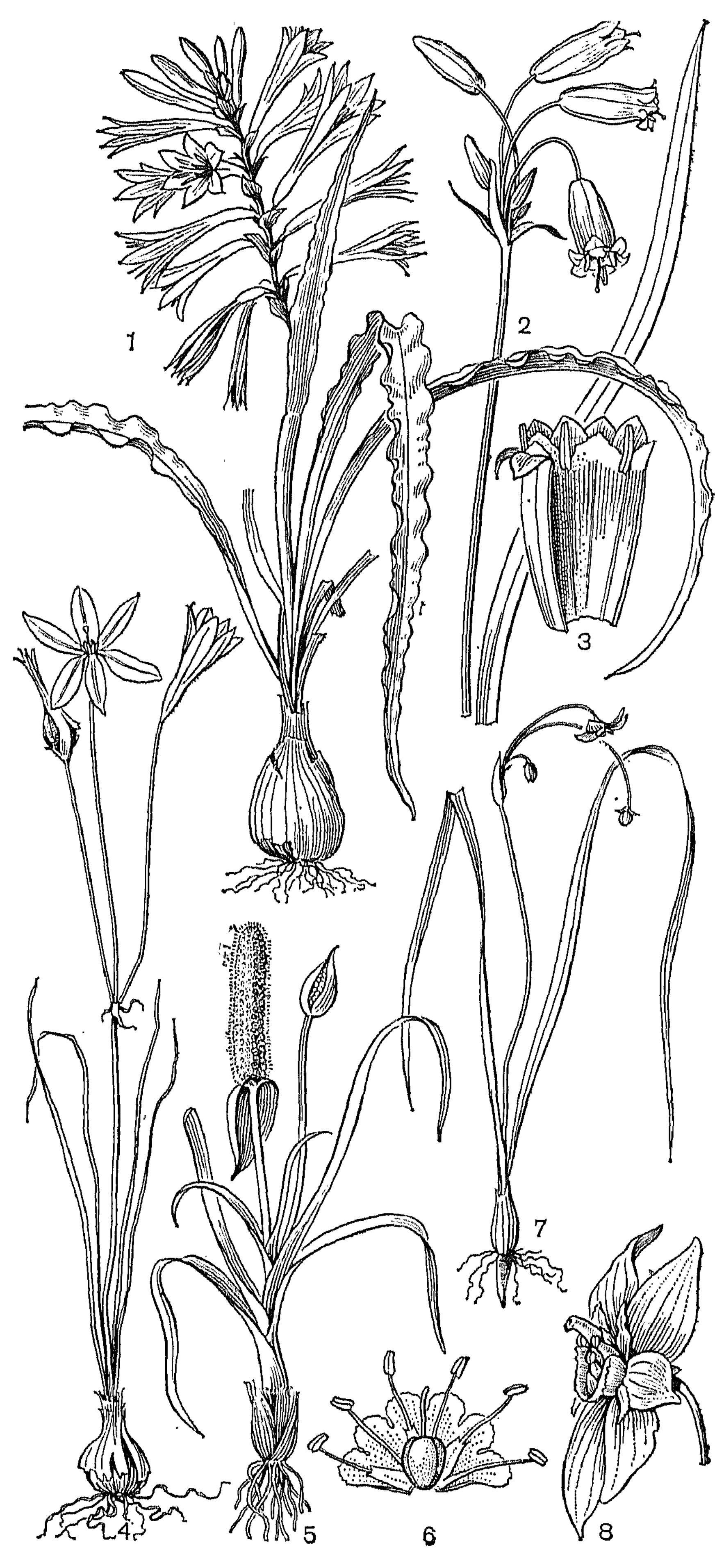


Рис. 50. Луковые.

Гесперокаллис волнистый (Hesperocallis undulata): *1* — общий вид. Бродиея ярко-красная (Brodiaea coccinea): *2* — цветонос с соцветием; *3* — сегменты околоцветника с тычинками и чередующимися с ними стаминодиями. Милла двуцветковая (Milla biflora): *4* — общий вид. Милула колосистая (Milula spicata): *5* — общий вид; *6* — цветок в развернутом виде. Гилисия злаковая (Gilliesia graminea): *7* — общий вид; *8* — цветок с привенчиком при основании сегментов околоцветника.

вых обычно состоит из нескольких цветков на длинных цветоножках, верхние листочки покрывала очень неравные, в числе 2 или 1.

Триба миллиевых включает 4—6 монотипных и олиготипных родов, сосредоточенных на юге Северной Америки (Калифорния, Мексика, Гватемала). Наиболее крупный род — милла (6 видов). Это небольшие растения с маленькими луковицами, малоцветковым зонтиком и покрывалом из 2—3 узеньких листочков. Цветки у видов этой трибы с актиноморфным цилиндрическим околоцветником, сегменты околоцветника при основании сросшиеся, в результате чего наблюдается тенденция к образованию нижней завязи.

В трибу бродиеевых входят 6—7 родов с актиноморфным околоцветником, сегменты которого до половины срослись в трубку, цветоножками, имеющими, как правило, в верхней части сочленение. В большинстве своем цветки ярко окрашенные, ширококолокольчатые. Ярко окрашенными бывают и листочки покрывала. Все роды этой трибы распространены в Северной и Южной Америке.

Среди видов семейства луковых много полезных растений — пищевых, лекарственных, декоративных. Это прежде всего виды рода лук, культурные и дикие. Наиболее широко известен и распространен *лук репчатый* (Allium cepa). Предположительная родина его — Средняя Азия, где произрастают ближайшие к нему дикие виды: *лук Ошанина* (A. oschaninii), *лук Вавилова* (A. vavilovii), *лук смешанный* (A. praemixtum), *лук пскемский* (A. pskemense). Культурной разновидностью лука репчатого считают *аскалонский лук*, или *лук шалот* (A. ascalonicum). Вторым по значению после лука репчатого является *чеснок* (A. sativum), происходящий также из Средней Азии. Довольно широко распространен в культуре *лук-порей* (A. porrum). Родина его — Средиземноморье, где он больше всего и культивируется. *Лук батун*, или *татарка* (A. fistulosum), *лук многоярусный* (A. fistulosum var. viviparum), *лук душистый* (A. odorum) наиболее популярны как культурные растения в Восточной Азии, особенно в Китае, где они произрастают в большом количестве и в диком состоянии. *Шнитт-лук* (A. schoenoprasum) выращивают главным образом в Европе. В диком виде он широко распространен в Евразии и Северной Америке. Наиболее близки к культурным формам шнитт-лука популяции дикого вида, встречающиеся в Альпах. Кроме того, многие дикорастущие виды лука используются населением в пищу: черемша, *лук косой* (A. obliquum), *лук алтайский* (A. altaicum, рис. 48, *1—2*), лук пскемский, лук Вавилова, *лук млечноцветный* (A. galanthum). Несколько видов лука имеют кормовое значение. Это центральноазиатские виды — лук монгольский, *лук многокорневой* (A. polyrhizum, рис. 48, *3—4*), лук двузубчатый, лук душистый, составляющие основу так называемых луковых степей — прекрасных пастбищ. Из зеленой массы монгольского и многокорневого луков местные скотоводы делают очень питательные подсоленные брикеты для зимней подкормки скота.

Культурные луки не близки систематически и относятся к разным подродам. Лук репчатый, татарка, шнитт-лук, лук душистый относятся к подроду *корневищных луков* (Rhizirideum); чеснок и лук-порей из подрода *настоящих луков* (Allium). В культуре же их обычно классифицируют на однолетние (чеснок), двулетние (лук репчатый, порей) и многолетние (татарка, лук многоярусный, шнитт-лук, лук душистый). Первые выращивают 1—2 года главным образом ради луковиц, хотя молодая листва также употребляется в пищу; вторые возделывают преимущественно ради зеленых листьев, которые начинают отрастать очень рано и потом растут в течение всего вегетационного периода.

Луки как культурные растения сопутствуют человеку с глубокой древности. Несомненно, что уже первобытный человек, разыскивая различные растения с острым вкусом, обращал особое внимание на дикие луки, а затем сознательно разводил их вокруг своих стоянок. Первые изображения растений репчатого лука датируются 3200—2700 гг. до н. э. Начало культуры лука репчатого относят к 4000 г. до н. э. Упоминания о луках находят в клинописи древних шумеров, египетских папирусах. Более поздние многочисленные литературные документы и произведения древнего искусства изобилуют сведениями о популярности лука в Древнем Египте, Греции, Римской империи, в странах Ближнего Востока, где он почитался не только как пищевое и лекарственное растение, но и как совершенно необходимое при религиозных ритуалах, мумификации, захоронениях, для магических действий. Среди надписей в храмах, на статуях, на крышках гробов сохранились формулы с упоминанием лука и чеснока для совершения обрядов поклонения, захоронения, произнесения клятв.

Древние египтяне считали лук и чеснок божественными растениями, за что позднее были высмеяны Ювеналом в его «Сатирах». Лук и чеснок приносили на алтари богам вместе с хлебом, мясом, другими овощами и фруктами. На Великой пирамиде в Гизе среди кое-где еще сохранившихся надписей, большей частью религиозного содержания, есть названия лука и чеснока как овощей, необходимых для питания царей в загробном мире. Сохранились изображения лука репчатого в виде крупной очи-

щенной луковицы и нежной зелени на столах пиршеств царей, где он соседствует с мясом, дичью, вином, хлебом, фигами, виноградом. В письменных документах 260—80 гг. до н. э., например в архиве Зенона, управляющего поместьем одного из придворных царя Птолемея II, содержатся уже рекомендации по выращиванию лука, сведения о различных его сортах.

Столь же почитаемы были лук и чеснок у древних греков. Лук, особенно крупные луковицы, приносили в дар пифиям во время пиршеств в честь богов в Дельфах в храме Аполлона. Лук дарили новобрачным (по преданию, у богини Латоны перед рождением близнецов Аполлона и Артемиды улучшилось состояние здоровья благодаря луку). Известно, что афинский полководец Ификрат получил в качестве одного из свадебных подарков бочку лука. Римский полководец Ксенофонт ввел лук в ежедневный рацион своих солдат, так как луку приписывали способность восстанавливать силу и энергию у воинов. Римляне особенно ценили лук как средство, якобы прогоняющее души умерших — демонов и лемуров, которых они особенно боялись. Наряду с этим известны области, например Пелузиум, где к луку было прямо противоположное отношение. По свидетельству Плутарха, там считали лук даже опасным для человека, как растение, чей неприятный запах привлекает злых духов. В Индии, где лук выращивают с глубокой древности и где было хорошо известно его благотворное действие на организм, в пищу его совсем не употребляли из-за плохого запаха, а пользовались только как лекарством.

Популярность лука как ценного пищевого и лекарственного растения постоянно возрастала. В средние века культура лука распространилась в Европе сначала во Франции, Испании, Португалии, позднее в России, Германии, Англии. И очень скоро у народов этих стран лук стал незаменимой приправой к самым различным блюдам, а у бедных слоев населения составлял повседневную пищу.

Наибольшего развития культура лука достигла в X—XII вв. в Испании. Здесь были созданы знаменитые сорта испанского лука, превосходящего и сейчас все известные сорта по сладости и величине. Сорта лука репчатого создавались также и в других странах и вначале были известны по названиям географических мест, где они возникли: в России — Бессоновский (село Бессоновка Пензенской области), Вишенский (село Вишенки Горьковской области), Мячковский (село Мячково Московской области); в Западной Европе — Эрфуртский, Нюрнбергский, Страссбурский и др. Сейчас лук репчатый самый распространенный из луков в культуре. Его возделывают практически везде, где есть земледельческая культура, даже за полярным кругом. Только в СССР известно более 80 его сортов.

Начало культуры чеснока относят примерно к 2000 г. до н. э. Именно чесноку род обязан своим названием Allium — так называли чеснок древние римляне. Чеснок почти так же широко используют, как и лук репчатый. В культуре известно около 30 его сортов.

Первоначально луки использовались как пряные растения, возбуждающие аппетит. Значение луков для современного человека еще шире и многообразнее. Лук и чеснок используют в вареном, жареном (острые и полуострые сорта) и сыром (сладкие или салатные сорта) виде. Чеснок, кроме того, незаменим при солении и мариновании овощей, в колбасном производстве. Средняя норма потребления лука на одного человека в год в различных областях значительно колеблется, но обычно не бывает меньше 6 кг (северные районы), в Средней Азии и Закавказье она составляет 14—17 кг. Значение луков как витаминоносных растений также было очень давно осознано человеком (как противоцинготное). Сейчас хорошо известно, что все съедобные луки, особенно их зеленая часть, отличаются высоким содержанием витамина С: в луковицах — от 12 до 30 мг на 100 г сырой массы, в листьях — от 25 до 90 мг (суточная потребность человека в витамине С составляет около 60 мг). В зеленом луке содержатся также каротины, витамины B_1, B_2 и PP, но в небольшом количестве. В чешуях лука содержится витамин Р. Луки широко известны с древних времен как лекарственные растения. Свидетельства этого есть в сочинениях Диоскорида, Авиценны. Наиболее известны их бактерицидные свойства, которые давно используют в народной медицине. Современная медицина использует препараты (их около 10) из различных видов луков. Наиболее распространенные из них — аллилчеп и аллилглицер. Главное их назначение — лечение инфекционных заболеваний, кроме того, они усиливают двигательную и секреторную деятельность. Маннит — продукт, предназначенный для питания диабетиков,— выделен из лука в 1957 г.

Других представителей семейства луковых также используют в пищу, в народной медицине (тульбагии, агапантусы, нотоскордумы и др.), но они имеют только местное значение.

Среди луковых очень много красивоцветущих растений, но использование их в декоративном садоводстве ограничивает луковый или чесночный запах. Тем не менее целый ряд видов нашел широкое применение в садах, парках, в оранжереях и комнатном цветоводстве. Очень популярны как садовые растения агапантусы,

тульбагии, особенно у себя на родине в Африке, где выращивают почти все виды, прежде всего агапантус восточный. В Европе наиболее широко распространен *агапантус зонтичный* (Agapanthus umbellatus). Очень красивы тульбагии. Среди них наиболее широко распространенная *тульбагия душистая* (T. fragrans) — единственный вид среди тульбагий без чесночного запаха. Используются как декоративные многие виды луков, нотоскордумов, бродией и других родов луковых.

СЕМЕЙСТВО ГЕМЕРОКАЛЛИСОВЫЕ (HEMEROCALLIDACEAE)

Семейство гемерокаллисовых включает род *гемерокаллис* (Hemerocallis), чаще называемый *красоднев* или *лилейник* (около 15 видов), и, вероятно, также род *левкокринум* (Leucocrinum). Семейство впервые было выделено в качестве самостоятельного знаменитым английским ботаником Робертом Брауном в 1810 г.

Виды рода гемерокаллис — обитатели умеренно теплых районов Восточной Азии. Они распространены в Китае, на полуострове Корея и в Японии, а также на советском Дальнем Востоке и в Сибири. Дальше всех на северо-запад (бассейн верховьев реки Оби в Западной Сибири) проникает *гемерокаллис желтый* (Hemerocallis lilio-asphodelus, или H. flava). Европейские ботаники (А. Энглер, Г. Хеги и др.) приводили два вида гемерокаллисов — гемерокаллис желтый и *гемерокаллис рыжий* (H. fulva) — также и для флоры Европы. Другие ботаники, особенно американские и китайские, считали, что эти виды с незапамятных времен натурализовались в Европе, а затем и на других континентах и приобрели там вторую родину. Согласно последним данным ирландского ботаника Д. А. Уэбба (1981), в Европе в диком состоянии встречается только один вид — гемерокаллис желтый (предгорья Юго-Восточных Альп и соседние равнины).

Типичные местообитания большинства гемерокаллисов — негустые леса, кустарниковые заросли, лесные и пойменные луга. Они хорошо выносят затенения лесов и высокотравий, прекрасно растут и на открытых местах. Гемерокаллис желтый, например, в изобилии растущий на Дальнем Востоке СССР, предпочитает здесь хорошо увлажненные, богатые гумусом почвы, где его заросли образуют желтые ковры. В Западной Сибири гемерокаллис желтый встречается на более сухих местах — степных и каменистых склонах гор. *Левкокринум горный* (Leucocrinum montanum) распространен на западе Северной Америки (от Орегона и Северной Калифорнии до Колорадо и Нью-Мексико), в Скалистых горах.

Гемерокаллисовые — многолетние травянистые растения высотой от 10—20 (левкокринум, рис. 51, *7*) до 50—100 см (гемерокаллис, рис. 51, *1*), с подземным корневищем, от которого у многих видов отрастают ползучие побеги (рис. 51, *2*). Корни мочковатые, шнуровидные, часто с мясисто утолщенными шишковидными образованиями. Листья приземные, расположены в два круга, линейные, на конце острые (гемерокаллис) или тупые (левкокринум), цельнокрайные, с выдающимися жилками, прямые или дуговидно изогнутые. В умеренных районах листва большинства гемерокаллисов увядает осенью или погибает от морозов ранней зимой и растение доживает до весны в состоянии покоя в то время как у некоторых видов, например у *гемерокаллиса золотистого* (Hemerocallis aurantiaca), листья остаются зелеными до следующей весны, особенно в районах с мягкой зимой. Из середины двурядного круга, образуемого красивыми листьями гемерокаллисов, поднимается цветонос, равный по высоте листьям или превышающий их, редко более низкий, чем листья; у левкокринума горного одиночные цветки на цветоножках разной длины, выходящих из пазух листьев и скученных при их основании. Соцветие у гемерокаллисов метельчатое, обычно из 10—12 цветков, с небольшими листовидными или пленчатыми прицветниками при основании цветоножек, или цветки почти сидячие, скученные на конце цветоноса в головковидное соцветие; иногда цветков лишь несколько или даже один, однако есть виды, у которых количество цветков в соцветии доходит до 100 (*гемерокаллис многоцветковый* — H. multiflora). Цветки актиноморфные (левкокринум) или слабо зигоморфные (гемерокаллис, рис. 51, *3*), белые (левкокринум), различных оттенков желтого, оранжевого, иногда красноватого тона (гемерокаллис), часто с приятным запахом, очень похожи на цветки лилий, воронковидные, длиной от 2—2,5 см у левкокринума до 10 см и более у гемерокаллисов, довольно широко раскрытые, при основании с хорошо выраженной узкой трубкой. Сегменты околоцветника расположены в два круга; внутренние сегменты отличаются от наружных большей шириной, более нежной консистенцией и волнистым краем (гемерокаллис). Тычинок 6, они короче околоцветника или даже скрыты в его трубке, прикреплены к последней, с крупными пыльниками, желтыми, оранжевыми, темно-бурыми, почти черными. Столбик нитевидный, изогнутый, намного превосходящий по длине тычинки, с головчатым рыльцем; завязь верхняя, 3-гнездная. Плод — сухая, кожистая, растрескивающаяся, трехкамерная коробочка, иногда поперечно морщинистая (у гемерокаллиса желтого, например, рис. 51, *5*). Семян по

9—12 в каждом гнезде; они яйцевидные, слегка угловатые, черные, блестящие, длиной до 4 мм (рис. 51, *6*).

Название «гемерокаллис» отражает кратковременность цветения этих растений (лат. hemera — день, callos — красота). Цветок увядает на следующий день после распускания, иногда даже еще раньше (гемерокаллис рыжий), но иногда цветки живут и дольше, почти 6 суток (гемерокаллис желтый), особенно в пасмурную погоду при низкой температуре. Несмотря на эфемерность отдельного цветка гемерокаллисов, во время цветения на растении всегда есть раскрытые цветки, так как распускание их происходит в строгой последовательности на каждой оси соцветия, и в целом период цветения растения достигает 2—5 недель (в зависимости от количества цветков в соцветии). Цветут гемерокаллисы с мая по сентябрь (октябрь), при этом большинство видов летом — с июня по август. Среди гемерокаллисов есть виды, цветущие днем, например широко распространенный в культуре гемерокаллис рыжий, гемерокалис золотистый; есть виды, цветки которых распускаются только ночью (*гемерокаллис лимонно-желтый* — H. citrina). Цветки у первых раскрываются после восхода солнца и остаются открытыми в течение всего дня, при этом доли околоцветника постепенно отгибаются назад; перед заходом солнца, до наступления темноты, цветки быстро закрываются и вскоре опадают. Цветки гемерокаллисов ночного типа цветения раскрываются незадолго до захода солнца, а закрываются на следующее утро после рассвета. В прохладную и облачную погоду цветки остаются раскрытыми в течение некоторого времени на следующий день. В Ленинграде в период белых ночей цветки гемерокаллиса лимонно-желтого не успевают полностью раскрыться.

Яркие нарядные душистые цветки гемерокаллисов опыляются насекомыми. Септальные нектарники расположены в стенках нижней части завязи и открываются наружу между плодолистиками. Нектар скапливается на дне трубки цветка и доступен только длиннохоботковым насекомым, которых очень много в Восточной Азии, но совершенно нет в Европе. Посещают цветки гемерокаллисов также насекомые, питающиеся пыльцой. В Америке опылителями многих видов гемерокаллисов стали колибри. Большая разница в длине тычинок и столбика, который значительно возвышается над тычинками, препятствует самоопылению. Обычно гемерокаллисы образуют много семян и прекрасно ими размножаются. Распространяются семена ветром и животными. Многие виды размножаются вегетативно ползучими побегами от корневища. Для гемерокаллиса рыжего

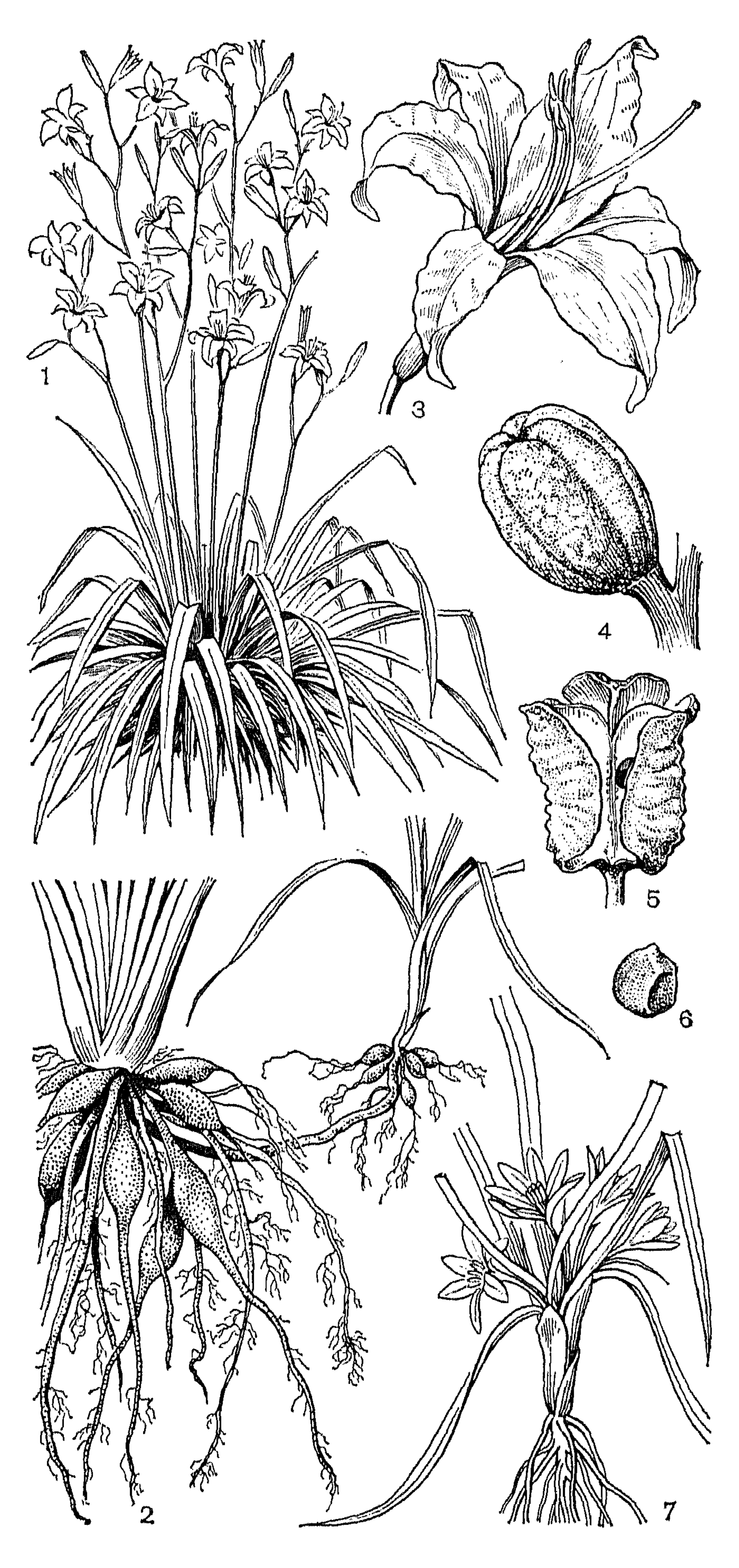


Рис. 51. Гемерокаллисовые.

Гемерокаллис рыжий (Hemerocallis fulva): *1* — общий вид; *2* — корневище с клубневидно утолщенными корнями и ползучими побегами, с помощью которых растение вегетативно размножается; *3* — цветок; *4* — коробочка. Гемерокаллис желтый (H. lilio-asphodelus): *5* — раскрывшаяся коробочка; *6* — семя. Левкокринум горный (Leucocrinum montanum): *7* — общий вид.

это вообще единственный способ размножения, так как он абсолютно стерилен в Европе и Америке, где он широко распространился в культуре и одичал. Причиной этого является, по-видимому, то, что все растения его представляют собой клон от одного экземпляра, завезенного в незапамятные времена из Китая. Завезенное растение, размножившееся вегетативно и распространившееся по всему свету за много столетий, было триплоидным, что и является причиной его неспособности давать семена.

Некоторые виды гемерокаллисов уже давно вошли в культуру. Описания гемерокаллисов приводятся в «Естественной истории» Плиния, а Диоскорид сообщает и о медицинских свойствах их листьев и цветков. В I в. н. э. гемерокаллис желтый уже хорошо известное садовое растение. Медицинские свойства гемерокаллисов были давно известны в Китае, о чем упоминается во многих древних китайских травниках. В наши дни, однако, гемерокаллисы используют почти исключительно как декоративные и пищевые растения. Сухие цветочные почки гемерокаллиса желтого употребляют в пищу как овощи и особенно охотно как приправу к мясу, которая считается утонченным деликатесом в Китае. Для этих целей цветочные почки гемерокаллиса заготавливают там в огромных количествах, и их можно найти в любой деревенской лавке. Эти сморщенные, темно-коричневые, прозрачные, сухие почки при приготовлении издают чудесный аромат. Употребляют их также с пшеном, соей. В других странах гемерокаллисы используют только как декоративные растения. Их выращивают везде, за исключением некоторых тропических областей. Эти красивые растения так широко распространились благодаря тому, что они легко приспосабливаются к любым климатическим условиям, обладают высоким иммунитетом, легко культивируются и размножаются. В 90-х годах прошлого столетия известные в культуре виды гемерокаллисов, главным образом гемерокаллис желтый, гемерокаллис рыжий, *гемерокаллис Миддендорфа* (H. middendorfii), *гемерокаллис малый* (H. minor), *гемерокаллис Дюмортье* (H. dumortierii), стали объектами опытно-исследовательских селекционных работ. К началу XX в. число известных садовых сортов дошло до 100, в настоящее время их свыше 10 000.

СЕМЕЙСТВО АМАРИЛЛИСОВЫЕ (AMARYLLIDACEAE)

Амариллисовые включают около 70 родов и более 1000 видов, распространенных на всех континентах, кроме Антарктиды. Большинство из них произрастает в тропической и субтропической зонах и лишь некоторые виды заходят в зону умеренного климата, например *подснежник белоснежный* (Galanthus nivalis), который встречается в самой северной точке ареала семейства, в окрестностях Киева. Наибольшее разнообразие амариллисовых сконцентрировано в трех местах: в Центральной и Южной Америке, тропической и Южной Африке и Средиземноморье. Особенно интересна в отношении видового разнообразия Южная Африка.

Амариллисовые произрастают в самых разнообразных местообитаниях, но большинство приурочено к гористым местам, от подножий гор и до высоты 4000—5000 м. В ряде мест амариллисовые играют заметную роль в растительном покрове.

Амариллисовые — многолетние травянистые растения. Высота их варьирует от нескольких сантиметров до 2 м. Многолетней частью всех амариллисовых является луковица или очень редко клубнелуковица (только у рода *иксиолирион* — Ixiolirion). Находятся они или под землей, как у представителей умеренных широт, или на поверхности почвы, как у ряда обитателей тропической зоны. Луковицы весьма разнообразны. Они различаются по форме, размеру, окраске чешуй, а также по внутреннему строению. Форма луковиц варьирует от яйцевидной, продолговато-яйцевидной до почти цилиндрической, а размер — от нескольких до десятков сантиметров. Очень важен характер чешуй, формирующих луковицу. Это или основания ассимилирующих листьев, разрастающиеся ко времени отмирания листовых пластинок, или низовые листья, никогда не несущие листовых пластинок. Кроме того, чешуя может быть замкнутой или туникатной, полутуникатной и черепитчатой. Второй характерной чертой луковицы является количество слагающих ее чешуй. Каждый новый прирост луковицы несет более или менее определенное число листьев, за которыми следует цветонос с цветками, если луковица взрослая. Следовательно, каждый новый прирост несет серию листьев и цветонос. У разных родов и даже видов листовая серия состоит только из ассимилирующих листьев, например у *гиппеаструма* (Hippeastrum), или, помимо зеленых листьев, образуются низовые, например у *подснежника* (Galanthus). Количество тех и других в каждой серии для каждого рода и даже вида более или менее постоянно и является хорошим отличительным признаком. Амариллисовым свойственны два типа ветвления побега: моноподиальный и симподиальный. Первый тип встречается чаще у растений умеренных широт, а второй — у субтропических и тропических. На схематическом рисунке (рис. 52) изображены луковицы *белоцветника весеннего* (Leucojum vernum) и *гиппеаструма двор-*

цового (Hippeastrum aulicum), причем для большей наглядности луковицы представлены с вытянутыми междоузлиями. Если у луковиц умеренных широт в течение вегетационного периода закладывается одна листовая серия с цветоносом, которая реализуется во время будущей вегетации растений, то у субтропических и тропических растений формирование листовых серий идет непрерывно, и во взрослой луковице можно насчитать до 6—8 листовых серий с цветоносами, из которых ежегодно реализуются только 2—3, а остальные продолжают медленно развиваться, например у *кринума* (Crinum).

Листья амариллисовых собраны в приземной розетке, за исключением иксиолириона, у которого 2—3 листа приземные, а остальные стеблевые. Листья, как правило, сидячие, но у некоторых растений они с хорошо выраженным черешком, который у основания переходит в расширенное влагалище, формирующее чешую луковицы, как у *эвхариса* (Eucharis), *гемантуса* (Haemanthus) и др. Листорасположение очередное, причем у большинства двурядно-очередное. У многих листья плоские, линейные или нитевидные, но встречаются и вальковатые, образовавшиеся в результате срастания краев листа, завернутых кверху. Срастание происходит на ранних этапах развития листа. Свидетельством этого служит его анатомическое строение, показывающее, что проводящие пучки в листе расположены не в один ряд, а кольцом, с ксилемой, обращенной внутрь кольца, а флоэмой — наружу. Листья обычно плотные, кожистые, с хорошо развитой кутикулой и устьицами, расположенными на верхней и нижней поверхностях листа. Часто листья покрыты восковым налетом, придающим им сизоватый оттенок. Жилкование дуговидное, центральная жилка часто образует хорошо выраженный киль на нижней поверхности листа. Размер листьев колеблется от нескольких сантиметров до метра и более. В листьях многих амариллисовых, в полостях, расположенных между проводящими пучками, образовавшихся в результате облитерации клеток, содержится большое количество слизей, свободно вытекающих из листа при его повреждении. В слизи содержится много рафид и алкалоидов. Помимо листьев, алкалоиды содержатся и в других частях растения, в цветоносах и чешуях.

У большинства амариллисовых надземный стебель представлен безлистным цветоносом или облиственным стеблем (иксиолирион). Он полый внутри или выполнен паренхимной тканью. По форме цветонос бывает округлым или сплюснутым, заостренным к обоим концам. На верхушке цветоноса расположены два прицветника, охватывающих основание цвето-

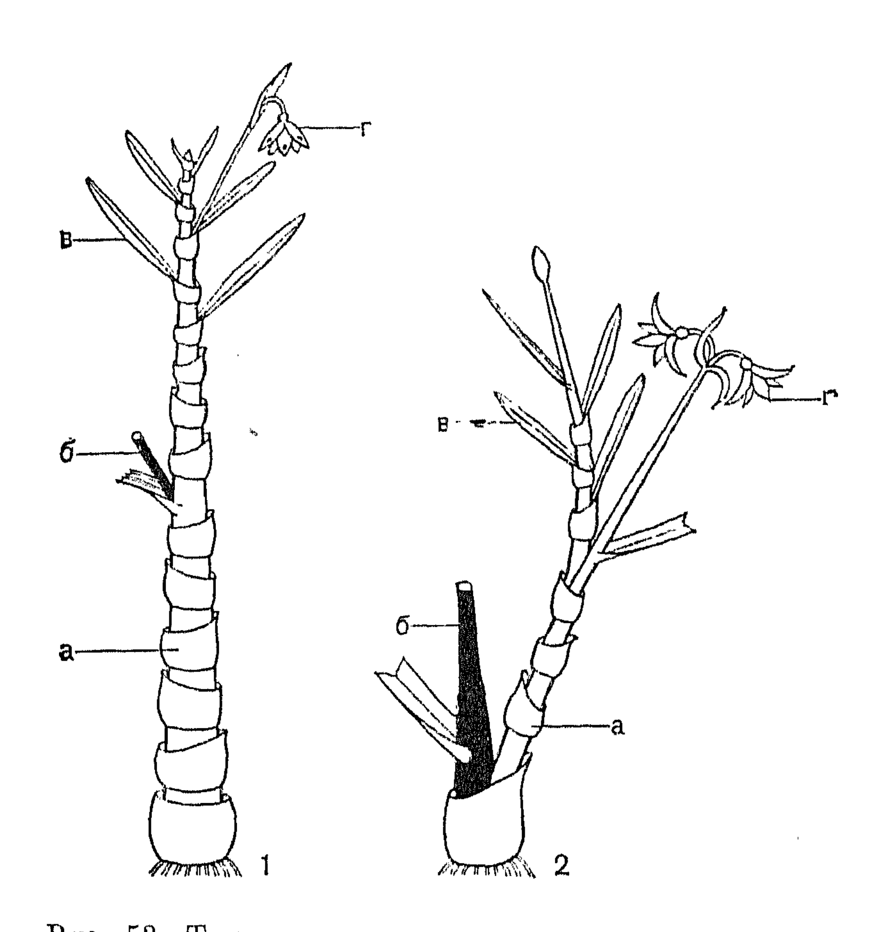


Рис. 52. Типы ветвления у амариллисовых:

1 — белоцветник весенний (Leucojum vernum) с моноподиальным ветвлением; *2* — гиппеаструм дворцовый (Hippeastrum aulicum) с симподиальным ветвлением (*а* — мясистые чешуи, *б* — отмерший цветонос, *в* — вегетирующие листья, *г* — цветонос с цветком).

ножки. Прицветники могут быть свободными, как у кринума и гиппеаструма, или со сросшимися краями, преимущественно у одноцветковых амариллисовых, таких, как подснежник, *нарцисс* (Narcissus, табл. 14, *3*), *парамонгайя Вебербауэра* (Paramongaia weberbaueri). В последнем случае края прицветников пленчатые и перед цветением разрываются с одной стороны бутоном. У многоцветковых амариллисовых прицветники первого цветка соцветия хорошо развиты, тесно соприкасаются друг с другом краями, закрывая все соцветие. Прицветники у основания часто срастаются в трубку, охватывающую завязь и основание цветоножки. Верхняя их часть остается свободной и называется покрывалом или крылом, так как полностью закрывает молодой цветок (бутон) или все соцветие (рис. 53). К началу цветения цветок или соцветие разрывает покрывало, которое остается на цветоносе до полного созревания плодов и отмирает вместе с цветоносом. Цветоножка, расположенная в пазухе каждой пары прицветников, бывает разного размера — тонкой или толстой, короткой или длинной.

Цветки амариллисовых обычно собраны в более или менее ясно выраженные зонтики, иногда завитки, как у *белоцветника летнего* (Leucojum aestivum, табл. 14, *8*), снабженные покрывалом из 2 или больше (редко 1) обычно пленчатых прицветников. Соцветие-кисть встре-

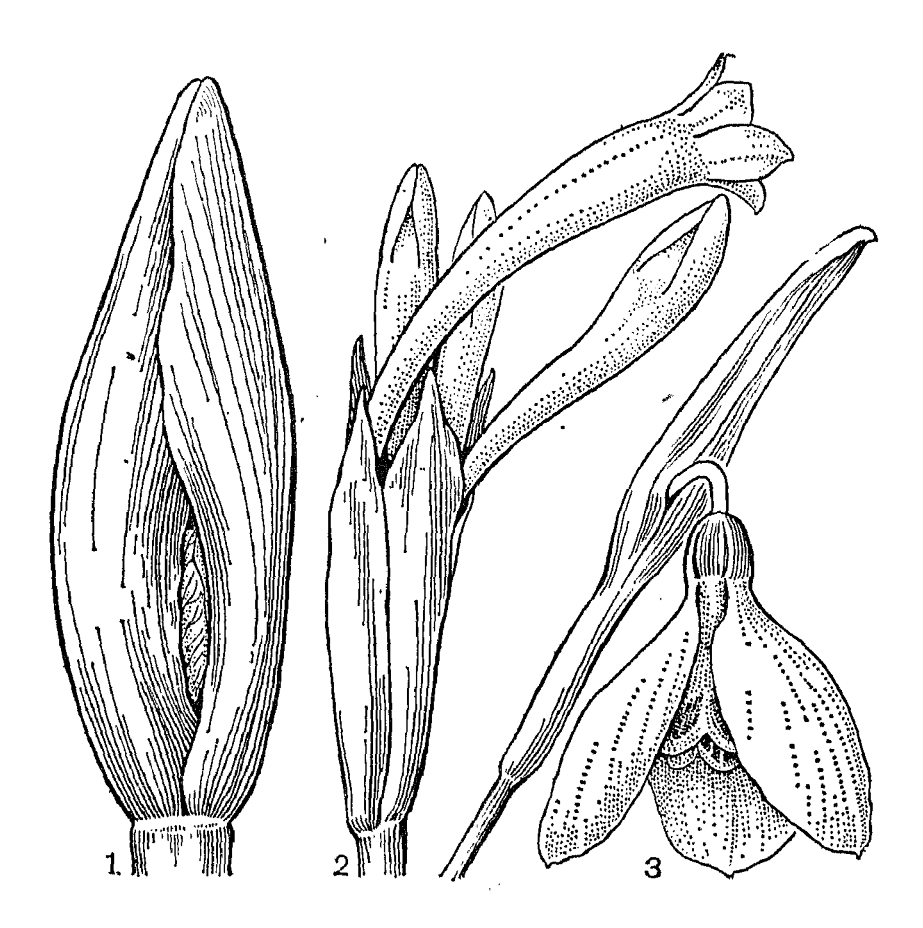


Рис. 53. Характер покрывала у амариллисовых:

1 — гиппеаструм дворцовый (Hippeastrum aulicum) с покрывалом из двух свободных прицветников; *2* — циртантус желтобелый (Cyrtanthus ochroleucum) с покрывалом из нескольких свободных прицветников; *3* — подснежник Воронова (Galanthus woronowii) с покрывалом из дв ух сросшихся прицветников

чается редко (род иксиолирион). В семействе ясно выражена тенденция к редукции соцветия от зонтика к одиночным цветкам (табл. 14—17). В культуре у некоторых амариллисовых, например гиппеаструма, при хорошем уходе вместо 4 цветков в зонтике образуется до 8, а при плохих условиях — только 2, а иногда 1 цветок.

Цветки прямостоячие, изогнутые или поникающие, обоеполые, лишь в редких случаях вследствие недоразвития гинецея или андроцея однополые (например, у *кливии благородной* — Clivia nobilis, табл. 16, *3*). У единственного представителя амариллисовых, произрастающего в Мексике,— *шпрекелии прекраснейшей* (Sprekelia formosissima, табл. 14, *5*) — зигоморфность цветка выражена очень сильно и ее околоцветник типично двугубый. Сегменты околоцветника, расположенные в 2 круга, свободные или сросшиеся в трубку. Трубка околоцветника длиной от нескольких миллиметров до 10 см, узкая или расширяющаяся к зеву, цилиндрическая или воронковидная. Тычинки расположены в 2 круга, но в зигоморфных цветках они собраны в пучок и часто образуют 3 ряда по 2 тычинки в каждом ряду. Нити тычинок равны между собой или тычинки наружного круга короче; в зигоморфных цветках, например у *габрантуса* (Habranthus), тычиночные нити расположены тремя парами, причем наружные нити длиннее внутренних. Длина тычиночных нитей варьирует от нескольких миллиметров у подснежника и белоцветника до 10 см у гемантуса и кринума. Нити тычинок могут быть прямыми или изогнутыми, нитевидными или утолщенными, расширенными и даже крылатыми, как у *иеронимиеллы* (Hieronymiella). Пыльники большей частью продолговатые, но бывают и копьевидные, как у подснежника и *лапиедры* (Lapiedra), или шаровидные, как у *гессеи* (Hessea) и *карполизы* (Carpolyza). Прикрепляются пыльники к тычиночной нити поразному: основанием (тогда пыльник прямой или изогнутый и неподвижный), вблизи основания (тогда он подвижный), серединой спинки (тогда он качающийся и от легкого движения воздуха сильно раскачивается, высыпая пыльцу). Раскрываются пыльники или продольными щелями от верхушки до основания, или порообразными щелями, как у белоцветника. Щели обращены к гинецею, открываются внутрь цветка. Пыльцевые зерна одно- или двубороздные, иногда с трехлучевой бороздой; экзина сетчатая или шиповатая.

Для многих амариллисовых характерно наличие в цветке особых образований, возвышающихся в виде трубки или небольшой оборочки над зевом околоцветника. Это так называемые корона и привенчик, которые имеют двоякое происхождение. Корона образуется из разросшихся оснований тычиночных нитей, причем они или срастаются между собой, как у *гименокаллиса корзинкового* (Hymenocallis calathina), *элизены длиннолепестной* (Elisene longipetala), парамонгайи Вебербауэра, или остаются несросшимися в виде зубцов, как у *панкратиума иллирийского* (Pancratium illiricum), *калифрурии Хартвега* (Caliphruria hartwegiana) и др. (рис. 54). Привенчик образуется из выростов сегментов околоцветника, которые также могут срастаться между собой, образуя трубку разной формы и размера, как у *нарцисса крупного* (Narcissus major, табл. 14, *3*) и *нарцисса поэтического* (N. poëticus), или выросты в виде чешуевидных зубчиков, как у шпрекелии прекраснейшей, *ликориса золотистого* (Lycoris aurea) и др. (табл. 14, *1*, *5*). Корона и привенчик могут быть трубчатыми или блюдцевидными, с более или менее ровным, а чаще с гофрированным или разделенным на лопасти или чешуйки краем. Корона и привенчик придают цветку особую привлекательность и являются, кроме того, хорошим отличительным признаком (табл. 14—15).

Гинецей из 3 сросшихся плодолистиков; завязь нижняя, 3-гнездная, в каждом гнезде от одного (как у гемантуса) до многих семязачатков. Столбик нитевидный, вздутый, у некото-

рых видов треугольный у основания, угловатый или крылатый с 3-лопастным, 3-раздельным или головчатым рыльцем. Плод у амариллисовых — локулицидная коробочка, иногда сочная, ягодообразная. Семена с мясистым эндоспермом, окружающим маленький зародыш, плоские, угловатые или крылатые, легко разносятся ветром. У некоторых представителей семена имеют мясистый, сочный придаток — элайосому, который поедают муравьи, растаскивающие семена.

Цветки у многих амариллисовых протандричны, но некоторые протогиничны. Например, у *гиппеаструма полосатого* (Hippeastrum vittatum, табл. 17, *1*) рыльце созревает на 24 ч позже раскрывания пыльников. У некоторых растений наблюдается гетеростилия. Так, у нарцисса и подснежника встречаются 3 формы цветка — длинностолбчатая, короткостолбчатая и с тремя фертильными тычинками. Амариллисовые, как правило, перекрестноопыляемые растения, но иногда у них происходит и самоопыление. Это явление чаще всего можно обнаружить у пониклых цветков типа подснежника, у которого тычинки перед пониканием цветка возвышаются над гинецеем и из конусовидных пыльников пыльца попадает прямо на рыльце. Иногда при посещении цветка опылитель стряхивает пыльцу из пыльников на рыльце, и тогда также происходит самоопыление. В ряде случаев вследствие неравномерного роста тычиночных нитей пыльники многократно соприкасаются с рыльцем и опыляют его. Некоторые насекомые и птицы берут нектар из цветков, порхая над ними. Взмахи крыльев создают поток воздуха, под действием которого пыльца осыпается на рыльце и осуществляется самоопыление. Опыляются амариллисовые бабочками, пчелами, шмелями, мухами и птицами. Для привлечения опылителей у амариллисовых в цветке имеется ряд приспособлений: необычайно яркая окраска, пятна и полоски на сегментах околоцветника, сильный запах и наличие нектарников или нектароносной ткани. Корона и привенчик цветка служат прекрасным опознавательным знаком для опылителей; зеленое пятно на внутренних и наружных сегментах околоцветника белоцветника и подснежника обозначает вход для насекомых, оно отличается более сильным запахом. Более сильным запахом обладает также красная каемка привенчика ряда нарциссов, например нарцисса поэтического.

Для цветков амариллисовых характерно обильное выделение нектара. У гемантуса, нарцисса, кливии и других цветочная трубка до половины и более заполнена нектаром, а у таких растений, как *панкратиум* (Pancratium), *гименокаллис* (Hymenocallis), *шпрекелия* (Spre-



Рис. 54. Амариллисовые:

1 — элизена длиннолепестная (Elisene longipetala) с узкими длинными сегментами и цилиндрической короной; *2* — панкратиум иллирийский (Pancratium illiricum) с широкими сегментами и несросшимися зубцами короны; *3—8* — парамонгайя Вебербауэра (Paramongaia weberbaueri) с широкими сегментами, воронковидной короной и частями цветка (*4* — гинецей; *5* — продольный и *6* — поперечный разрезы завязи; *7* — лист; *8* — поперечный разрез листа); *9* — гименокаллис корзинковый (Hymenocallis calathina) с узкими сегментами и бокаловидной короной с отогнутым краем; *10* — семя; *11*, *12* — калифрурия Хартвега (Caliphruria hartwegiana) (*11* — общий вид цветка; *12* — разрез цветка с несросшимися зубцами короны в зеве).

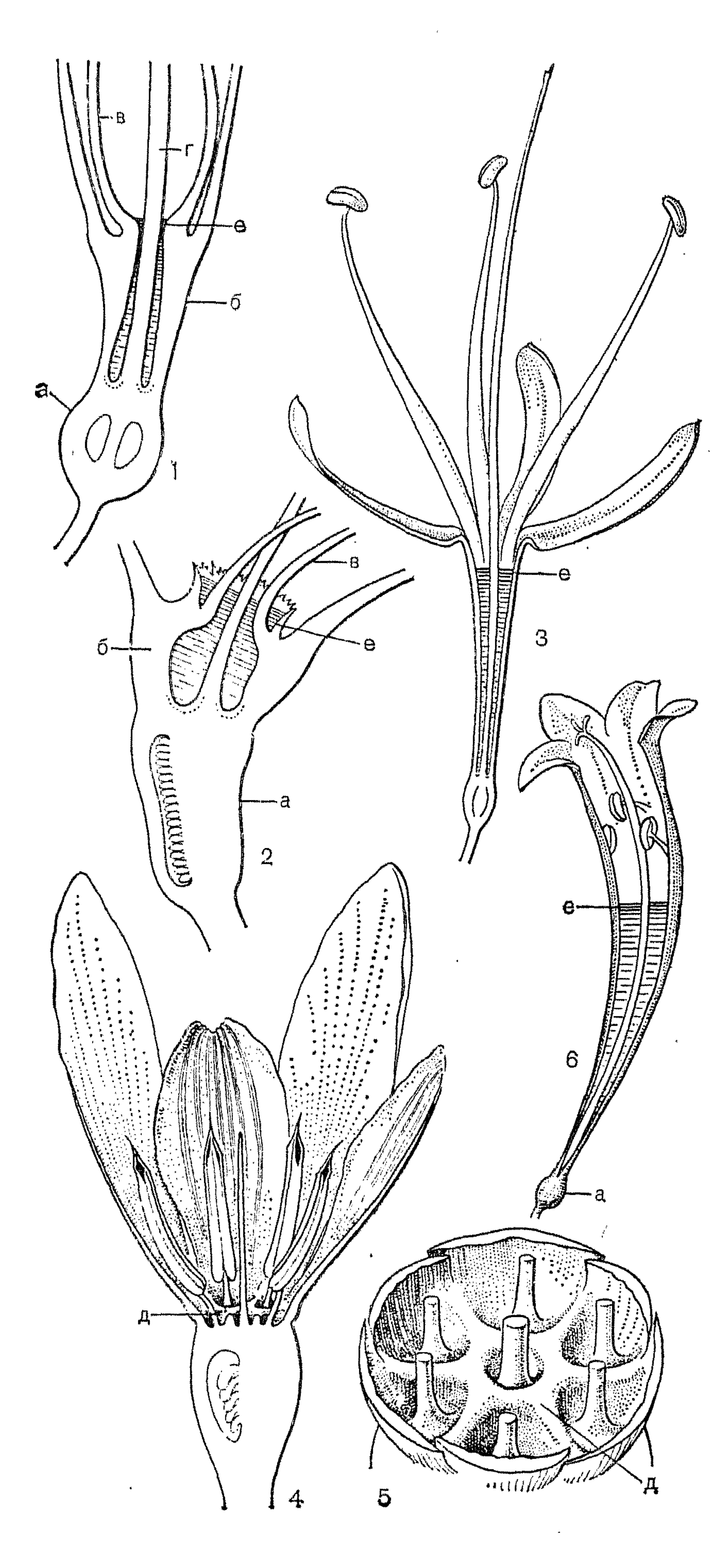


Рис. 55. Нектарники амариллисовых:

1 — кливия благородная (Clivia nobilis); *2* — гиппеаструм дворцовый (Hippeastrum aulicum); *3* — гемантус Екатерины (Haemanthus katharinae); *4* — подснежник киликийский (Galanthus cilicicus); *5* — он же, часть нектарного диска (тычинки и столбик обрезаны); *6* — циртантус Макована (Cyrtanthus makowanii) (*а* — завязь, *б* — трубка околоцветника, *в* — тычинки, *г* — столбик, *д* — нектароносная ткань, *е* — увеличено, *ж* — уровень нектара в трубке околоцветника).

kelia), нектар заполняет цветочную трубку доверху и часто выливается из нее, стекая по тычиночным нитям (рис. 55). Нектарники и нектароносная ткань — эффективное приспособление для привлечения опылителей, не только насекомых, но и птиц. Наиболее обычны септальные нектарники, приуроченные к перегородкам завязи и нижней части столбика; у многих нектарники находятся у основания сегментов околоцветника. Нектароносная ткань обычно располагается на дне цветочной трубки на верхушке завязи. Она состоит из железистой ткани, сверху покрытой толстой кутикулой. При выделении нектара кутикула разрывается и нектар вытекает через щели. Небольшое количество нектара выделяется в бороздках на внутренней стороне зеленого пятна сегментов околоцветника, как у подснежника и *белоцветника* (Leucojum), но основная функция пятна — указывать вход для опылителей.

У некоторых амариллисовых, например у нарцисса, опыление производят опылители, посещающие цветки не только из-за нектара, но и ради пыльцы, которую они поедают. Особенно охотно посещаются цветки, у которых пыльца склеивается в комочки вязким веществом, как у подснежника. При легком прикосновении насекомого к цветку, направленному вниз, комочки пыльцы высыпаются на его спинку и легко транспортируются.

Большое значение при опылении имеют корона и привенчик. Если привенчик короткий, блюдцевидной формы, как у нарцисса поэтического, насекомые садятся на него и просовывают в трубку голову; если привенчик длинный, с отогнутым гофрированным краем, то насекомые садятся на край, который играет роль посадочной площадки. В зависимости от длины короны или привенчика цветки опыляются короткохоботковыми или длиннохоботковыми насекомыми. В других случаях насекомые или птицы садятся на цветонос и высасывают нектар снизу из свешивающихся цветков; если соцветие с многочисленными прямостоячими цветками и расположено на крепком цветоносе, опылители садятся на соцветие или порхают над ним, высасывая нектар, как у гемантусов.

Запах цветка также играет большую роль для привлечения опылителей. Душистые цветки посещаются преимущественно в утренние и вечерние часы, когда их запах особенно интенсивен. В некоторых случаях запах усиливается ночью. Так, длиннотрубчатые цветки кринума и панкратиума особенно любят посещать в вечерние и ночные часы длиннохоботковые бабочки, привлекаемые сильным запахом цветков.

Многие амариллисовые опыляются птицами, привлекаемыми обильно выделяющимся нектаром. Основным представителем орнитофильных

амариллисовых является шпрекелия прекраснейшая, у которой все части цветка выделяют нектар. Его в цветке так много, что он заполняет его трубку и нижняя часть тычинок и пестика погружена в нектар. Птицы опыляют также виды гемантуса, кливии, кринума, гименокаллиса, эвхариса, *эвкрозии* (Eucrosia, табл. 15, *3*), *циртантуса* (Cyrtanthus, табл. 17, *7*) и др.

Строение и способы распространения плодов и семян амариллисовых также разнообразны. У многих плод — сухая коробочка, из которой легкие уплощенные семена рассеиваются при малейшем дуновении ветра. Примером могут служить *унгерния* (Ungernia), гиппеаструм, *валлота* (Vallota) и др. У ряда растений коробочка мясистая или даже ягодообразная. В одних случаях с созреванием плода цветонос, теряя тургор, полегает на почву вместе с коробочкой; последняя раскрывается по гнездам, ткани околоплодника высыхают и скручиваются, а семена тут же рассыпаются. Такое вскрытие коробочек наблюдается у подснежников, белоцветников. В других случаях мясистую коробочку разрывают прорастающие в ней семена. С образованием корешка и первого листа из разорванной коробочки проросшие семена падают на почву, укореняются и продолжают развиваться. Это наблюдается у *кливии матово-красной* (Clivia miniata), *панкратиума карибского* (Pancratium caribaeum) и др. У кринумов и *амариллиса* (Amaryllis) околоплодник коробочки бумажистый. Он также часто разрывается увеличивающимися в объеме семенами, но последние прорастают не в коробочке, а лишь после освобождения из нее, на почве.

Семена амариллисовых разнообразны. Они округлые, угловатые, с небольшим пленчатым крылом, окаймляющим семя и способствующим перенесению его на значительные расстояния. Но особенно интересны семена с элайосомами, как, например, у подснежника и белоцветника. Этот придаток семени охотно поедают муравьи, которые растаскивают семена по подземным ходам, способствуя тем самым их распространению. Не менее примечательны семена кринума и амариллиса. У них сильно разрастается эндосперм, который ко времени созревания становится сочным и слегка зеленеет снаружи. Сквозь тонкий пленчатый околоплодник хорошо просвечивают зеленоватые крупные семена с очень маленьким зародышем.

Ягодовидные мясистые коробочки *боофоны* (Boophane) и гемантуса вместе с семенами опадают с зонтиковидного соплодия на почву и охотно поедаются животными, способствующими их распространению.

Семейство амариллисовых подразделяется на два очень неравных по объему подсемейства — *амариллисовые* (Amaryllidoideae) и *иксиолирионовые* (Ixiolirioideae). Второе подсемейство состоит из одного только рода иксиолирион, который так заметно отличается от остальных амариллисовых, что японский ботаник Т. Накаи (1945) даже выделил его в самостоятельное семейство *иксиолирионовых* (Ixioliriaceae). Несмотря на то что иксиолирион (табл. 15, *4*), в отличие от остальных амариллисовых, для которых характерны луковица и безлистный цветонос, имеет клубнелуковицу и облиственный стебель, несущий на верхушке соцветие,— тип гинецея, строение цветка, кариотип позволяют включить его в семейство амариллисовых.

Подсемейство амариллисовых делится на ряд триб, объем которых до настоящего времени твердо не установлен. Наиболее известны системы, предложенные Г. Траубом (1957, 1963), Д. Хатчинсоном (1960) и Г. Мельхиором (1964). Последний в основу разделения подсемейства на трибы положил систему Трауба, опубликованную в 1957 г., значительно ее переработав. Новые данные по исследованию вегетативных и репродуктивных органов амариллисовых показали, что ни одна из предложенных систем не может удовлетворить исследователей этого семейства.

Характерной чертой цветка амариллисовых является наличие или отсутствие короны и привенчика, возникших в процессе приспособления к опылителям. В соответствии с этим признаком трибы делятся на две группы, а внутри групп распределяются в соответствии с признаками, свидетельствующими об их примитивности или продвинутости.

Более примитивными следует признать трибы, представителям которых свойственны цветки без короны и привенчика, многочешуйчатые луковицы, состоящие из многих листовых циклов, реализующихся в течение нескольких лет, и цветоносы с зонтиковидными соцветиями, окруженные свободными прицветниками; многие из них отличаются непрерывной вегетацией. Среди этой группы триб самой примитивной является триба *криновых* (Crineae). Эта самая крупная по объему триба семейства, насчитывающая 10 родов и около 200 видов, распространенных в тропических и субтропических областях обоих полушарий. Для представителей этой трибы характерен многоцветковый зонтик, окруженный свободными прицветниками; цветки большей частью крупные, слегка зигоморфные, длиннотрубчатые, с прямой или изогнутой трубкой; семязачатков много в каждом гнезде. К этой трибе относится самый крупный род семейства — кринум (Crinum, табл. 14, *7*; 15, *2*). Большинство видов кринума (около 40) произрастают в тропической Африке, более 20 видов — в тропической Азии, свы-

ше 10 — в тропической Америке, около 10 видов — в Австралии и Полинезии и до 10 видов — в Капской области. Условия их обитания очень разнообразны: болотистые берега рек и ручьев, заболоченные луга, песчаные берега морских побережий, ручьи, озера, опресненные морские лагуны, травянистые горные склоны, до высоты более 1000 м над уровнем моря. Цветки кринума собраны в зонтике по 1—2, как у *кринума одноцветкового* (C. uniflorum), произрастающего на открытых песчаных местах Северной Австралии, или до 50 в соцветии, как у кринума азиатского, широко распространенного в тропической части Азии. Крупные белые или бледно-розовые цветки кринумов, располагающиеся на довольно высоком и крепком цветоносе, обладают тонким ароматом. Виды кринума широко используют в цветоводстве. В зарубежных странах с теплым климатом и на юге Советского Союза некоторые его виды культивируют в открытом и полузакрытом грунте; в районах с холодным климатом выращивают в оранжереях, используя для выгонки, для оформления закрытых помещений и как комнатное растение.

Род *валлота* (Vallota), относящийся к этой трибе, представлен одним видом — *валлотой пурпурной* (V. purpurea), эндемиком Капской области. У этого растения луковица крупная, яйцевидная, несет ремневидные листья длиной до 60 см, появляющиеся одновременно с цветоносом. Цветонос полый, длиной до 90 см, несет до 10 багряно-красных прямостоячих цветков. Цветки с длинной трубкой и 6 ланцетными сегментами длиной до 5 см и шириной 2,5 см; тычинки достигают половины длины сегментов, столбик одной длины с сегментами. Плод — слегка угловатая коробочка; семена уплощенные, с крылом у основания. Имеются формы с белыми цветками, а также межродовые гибриды. Культивируется повсеместно: в странах с теплым и жарким климатом — в открытом грунте, а с холодным и умеренным — в оранжереях и комнатных условиях.

Род *циртантус* (Cyrtanthus, табл. 17, *7*) включает до 50 видов, произрастающих в тропической и Южной Африке. Приурочены они к горным склонам и долинам. Цветки среднего размера, длиной 3—4 см, прямостоячие или поникающие, со слегка искривленной трубкой; в зонтике до 12 цветков; у некоторых видов зонтики малоцветковые, с 1—3 цветками. Окраска околоцветника преимущественно красных тонов, реже белая и желтая. Тычинки с тонкими нитями и качающимися пыльниками. Столбик длинный, нитевидный, с 3-лопастным рыльцем. Плод — коробочка, с плоскими темными семенами, имеющими у основания крыловидный вырост. В Европе и Америке издавна культивируют несколько наиболее декоративных видов циртантуса. Имеются сорта и гибриды с валлотой.

Род *унгерния* (Ungernia) представлен 6 видами, распространенными в Центральной Азии и приуроченными к горным массивам Гималаев и Тянь-Шаня до высоты 1300—2300 м над уровнем моря. Они растут на каменистых, щебнистых, глинистых, реже гипсовых склонах в степном поясе гор, на закрепленных песках и выходах коренных пород. Это растения с крупной луковицей, залегающей на глубине более полуметра. Весной появляется пучок ремневидных листьев, а в начале лета, после их отмирания, появляются цветоносы, несущие зонтик цветков. Околоцветник воронковидный, почти правильный, со слегка изогнутой трубкой, с сегментами длиной около 3 см, окрашенными в розовые, желтоватые, коричневатые тона, с полоской другого цвета на внутренней стороне. Тычинки расположены в 2 круга, наружные короче внутренних; продолговатые, качающиеся пыльники; столбик длиной около 3 см, увенчанный головчатым рыльцем. Плод — локулицидная коробочка, несущая черные, угловатые, слегка сплюснутые семена (рис. 56). Виды унгернии не обладают особыми декоративными качествами, в отличие от других амариллисовых, но они имеют большое практическое значение в медицине. Из унгернии выделены алкалоиды, применяющиеся для лечения различных заболеваний.

Триба *гемантусовых* (Haemantheae) включает 8 родов и около 90 видов, приуроченных к Южной Африке, за исключением рода *грифиния* (Griffinia), произрастающего в Бразилии. Представители этой трибы характеризуются более или менее мелкими цветками, собранными, как правило, в многоцветковый плотный зонтик, окруженный свободными, иногда ярко окрашенными прицветниками. Семязачатки немногочисленные.

Самый крупный род трибы — *гемантус* (Haemanthus, табл. 16, *1*; 17, *3*). В него входит свыше 50 видов, распространенных в тропической и Южной Африке, а один вид — *гемантус крупнолистный* (H. grandifolius) растет в горах острова Сокотра. Произрастают гемантусы в различных экологических условиях: по берегам рек, на каменистых склонах гор, в горах и в лесах. Наибольшее число видов сосредоточено в Капской области. Цветки гемантуса белые или красные, не очень крупные, длиной до 5 см, трубчатые, собраны в густой зонтик, окруженный прицветниками. Плод — ягодовидная разрывающаяся коробочка; семена округлые. В районах Африки с жарким климатом культивируют многие виды, в других странах вы-

ращивают в основном три вида: *гемантус белоцветковый* (H. albiflos), *гемантус ярко-красный* (H. coccineus, табл. 17, *3*) и *гемантус Екатерины* (H. katharinae, табл. 16, *1*). В условиях умеренного и холодного климата все эти виды культивируют только в закрытом грунте.

Одними из излюбленных растений, выращиваемых в помещениях при любых климатических условиях, являются виды рода *кливия* (Clivia, табл. 16, *3*), относящегося к этой же трибе. Этот небольшой род содержит всего 3 или 4 вида, произрастающих в горных районах Южной Африки. Цветки длиной до 3 см собраны в густой, многоцветковый зонтик (до 60 цветков). Околоцветник от желтого до темно-оранжевого цвета, с короткой трубкой, с приросшими в зеве тычинками и с длинным нитевидным столбиком. Плод — разрывающаяся ягодовидная коробочка с единичными семенами, которые часто прорастают в коробочке, разрывая ее при этом. Наиболее часто культивируют *кливию матово-красную* (C. miniata) и ее многочисленные сорта, создающие пастельную гамму расцветок от лимонно-желтой до красновато-оранжевой.

Триба *амариллисовых* (Amaryllideae) состоит из 3 родов, распространенных в Южной Африке. Луковицы большие; цветонос с довольно крупными, яркими, слегка зигоморфными цветками. Семязачатков в гнезде много, они погружены в плаценту или на ножках.

Род *амариллис* (Amaryllis) представлен единственным видом — *амариллис красавица* (A. bella-donna, табл. 17, *7*), произрастающим на юге Африки и являющимся эндемиком Капской области. Это крупное растение с цветками длиной до 10 см, собранными по 4—12 в зонтик, расположенный на высоком крепком цветоносе. Околоцветник от бледной до темно-розовой окраски. Плод — разрывающаяся коробочка, с крупными семенами, снабженными мясистой оболочкой. В зарубежных странах амариллис издавна культивируют; имеется много садовых форм, а также многочисленные межродовые гибриды, созданные в последнее время. От гиппеаструма, который также часто называют амариллисом, амариллис очень хорошо отличается многоцветковым зонтиком, сочной коробочкой, крупными, как у кринума, семенами и рядом других менее броских черт.

Не менее интересен в декоративном отношении и род *нерина* (Nerine), содержащий около 30 видов, произрастающих в Южной Африке от подножий гор до высоты 1500 м над уровнем моря. Цветки бледно- или темно-красные, длиной до 4 см, с ланцетными сегментами, слегка волнистыми по краю. Ярко-красные тычинки придают цветку особую прелесть. Цветки собраны по 4—6 в зонтике. Коробочка округлая,

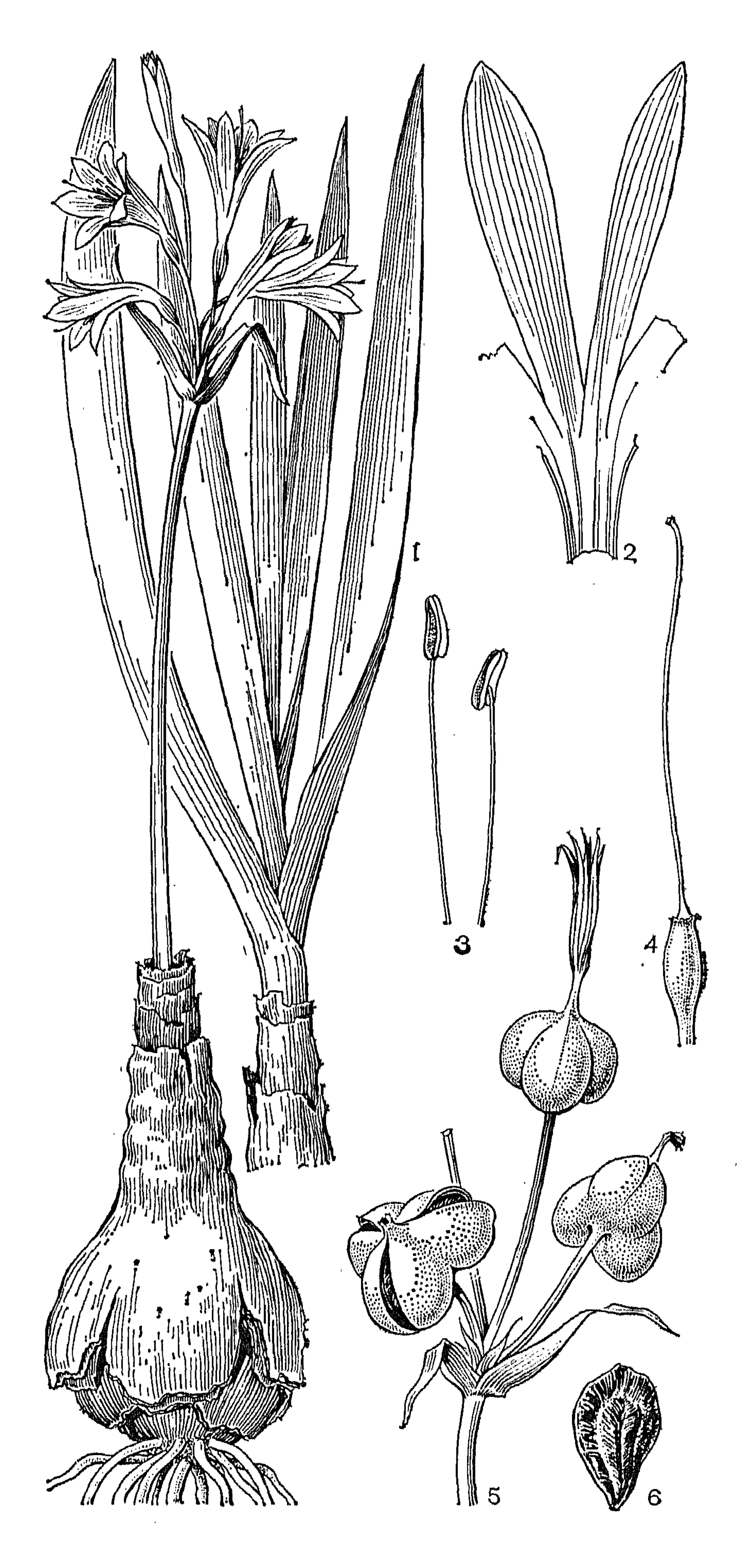


Рис. 56. Амариллисовые.

Унгерния трехсферная (Ungernia trisphaera): *1* — луковица, цветонос с цветками и листья. Унгерния Северцова (U. sewertzowii): *2*—*4* — части цветка; *5* — плоды; *6* — семя.

глубоко-3-лопастная, перепончатая, с небольшим количеством семян в гнездах. Культивируют более 5 видов. В странах с жарким и теплым климатом их выращивают в открытом грунте, с умеренным и холодным — в оранжереях и комнатных условиях.

Триба *зефирантесовых* (Zephyrantheae) включает 9 родов, из которых 7 приурочены к Южной Америке, 2 — к Южной Африке. Растения этой трибы с мелкими луковицами, небольшими листьями и цветками, расположенными по 2—1 на невысоком цветоносе и окруженными двумя сросшимися прицветниками. Самый крупный род этой трибы — *зефирантес* (Zephyranthes), включающий до 40 видов, распространенных в субтропической и тропической областях Америки. Это небольшие растения с относительно крупными белыми, розовыми или желтыми цветками, растущие в разных условиях: на заболоченных местах долины реки Ла-Плата, в горах Мексики, на песчаных плоскогорьях Чили. Листья у них линейные, цветонос несет один цветок, окруженный трубкой из двух сросшихся прицветников. Цветок актиноморфный, прямой или слегка наклоненный, с воронковидным околоцветником; сегменты ланцетные, наружные немного шире внутренних, белые, розовые, желтые. Плод — коробочка, с уплощенными черными семенами. Имеются межвидовые и межродовые гибриды, которые культивируются на Западе. *Зефирантес крупноцветковый* (Z. grandiflora) и *зефирантес розовый* (Z. rosea) — излюбленные комнатные растения северных широт. Цветонос с цветком у них развивается очень быстро: после появления цветоноса над почвой через 1—2 дня растение уже цветет. За эту особенность любители-цветоводы называют его «выскочкой». В странах с теплым и умеренным климатом зефирантесы прекрасно растут в открытом грунте, занимая в короткое время обширные пространства, и легко дичают.

Близкие к зефирантесу роды — *габрантус* (Habranthus) и *аргиропсис* (Argyropsis) сходны по биологии, экологии и декоративным качествам. Чаще всего культивируют *габрантус мощный* (Habranthus robustus) и *аргиропсис белоснежный* (Argyropsis candida). В условиях теплого и умеренного климата их выращивают в открытом грунте, а в условиях холодного — в оранжереях и комнатных условиях.

В трибе *подснежниковых* (Galantheae) 4 рода и около 40 видов, распространенных в Средней Европе, Средиземноморье, на Кавказе, в Иране, Афганистане и Центральной Азии. Цветки у них одиночные, по 2 или несколько в зонтике; 2 прицветника срастаются основаниями в трубку. Семязачатков много в каждом гнезде; семена у многих видов с элайосомой.

Самый крупный род трибы — *подснежник* (Galanthus, табл. 17, *2*), в состав которого входит 17 видов, распространенных в Средней и Южной Европе, в Малой Азии и на Кавказе. Произрастают подснежники в разных экологических условиях: по опушкам леса, среди кустарников, в предгорьях и горах, поднимаясь на высоту до 2500 м над уровнем моря. В природе некоторые виды занимают значительные площади. Подснежники — небольшие растения, достигающие в высоту 30 см, с единственным поникающим цветком молочно-белого цвета длиной до 3,5 см. Сегменты околоцветника расположены в 2 круга: наружные ланцетные, вогнутые; внутренние почти наполовину короче, клиновидные, на верхушке с вырезкой, окаймленной зеленым подковообразным пятном. У некоторых видов имеется второе зеленое пятно, расположенное у основания внутренних сегментов, например у *подснежника греческого* (G. graecus) и *подснежника византийского* (G. byzanthynus). Плод — мясистая локулицидная коробочка, с семенами, снабженными сочным придатком — элайосомой. Из некоторых подснежников был выделен алкалоид галантамин, показавший положительные результаты при лечении ряда заболеваний.

В Европе подснежники культивируют издавна, особенно в Англии. Эти растения легко натурализуются. Они хорошо приживаются в открытом грунте даже в северных районах, например в Ленинграде, Кировске, где их успешно выращивают в Полярно-Альпийском ботаническом саду Кольского филиала АН СССР.

Близкий к подснежнику род *белоцветник* (Leucojum) содержит около 10 видов, ареал которых простирается от Ирландии через Среднюю и Южную Европу, заходя в Крым и на Кавказ и захватывая северное побережье Африки. Растут белоцветники в разных условиях: на болотистых местах, вдоль ручьев из талого снега, по опушкам леса и в разреженных листопадных лесах, на сухих местах побережья Северной Африки. Это небольшие растения, высотой до 30 см. Цветки также невелики, длиной до 3 см; они расположены на цветоносе по 1—2 или собраны в малоцветковый завиток. Околоцветник чисто-белый, с сегментами одинаковой формы и размера, отмеченными снаружи у верхушки зеленым пятном. Тычинки с белыми нитями и ярко-желтыми конусовидными пыльниками; столбик нитевидный или веретеновидный, с маленьким головчатым рыльцем. Плод — локулицидная мясистая коробочка, несущая семена, у некоторых видов снабженные элайосомой. Белоцветник весенний издавна выращивают в открытом грунте. У белоцветников также обнаружен галантамин, который используют в медицинской практике в Болгарии.

В трибу подснежниковых включен и род *штернбергия* (Sternbergia, рис. 57, *8—14*, табл. 16, *4*) с 5 видами, распространенными в Средиземноморье, Малой Азии, на Кавказе, в Иране и в Средней Азии. Виды штернбергии произрастают в предгорных равнинных районах, в нижнем и среднем горных поясах, на каменистых местах и сухих степных склонах. Это небольшие растения, высотой 20—40 см, с розеткой линейных листьев и с одним-двумя (реже тремя) цветоносами, каждый из которых несет по одному цветку, заключенному в покрывало. Цветки актиноморфные, из 6 эллипсоидальных сегментов, причем внутренние немного у́же наружных. Околоцветник воронковидный, с небольшой трубкой, окрашенный в сернисто- или ярко-желтый цвет. Тычинки разной длины, расположены в 2 круга; внутренние нити длиннее наружных; столбик с 3-лопастным рыльцем; завязь сидячая или на короткой ножке, 3-гнездная, с многочисленными семязачатками. Плод — мясистая коробочка, раскрывается слабо. Семена темные, округлые, с элайосомой. Виды штернбергии очень декоративны, их можно использовать для весеннего цветения на открытых местах в парках и альпинариях.

В следующую группу амариллисовых входят трибы, представителям которых свойственно наличие в цветке короны или привенчика. Среди них более примитивными следует признать трибы, у представителей которых корона формируется из расширенных оснований тычиночных нитей.

Триба *эвстефиевых* (Eustephieae) включает 8 родов и свыше 30 видов, приуроченных к Центральной и Южной Америке. Цветки актиноморфные, редко слегка зигоморфные, с длинной или короткой трубкой околоцветника и короной, образованной крыловидными выростами тычиночных нитей. Род *эвстефия* (Eustephia) состоит из 6 видов, распространенных в Перу и Аргентине. Произрастают преимущественно в горах. Листья линейные; цветонос несет зонтиковидный завиток из 3—12 и более трубчатых красных, розовых или пурпурных цветков; завязь 3-гнездная, с многими семязачатками в каждом гнезде; тычинки у основания с боковыми выростами, заканчивающимися зубцами, которые соединяются в корону до середины тычинки; столбик короткий, с головчатым или слегка 3-лопастным рыльцем. Из трибы эвстефиевых культивируют только один вид из рода эвстефия — *эвстефию ярко-красную* (E. coccinea) и один вид из рода *урцеолина* (Urceolina) — *урцеолину матово-красную* (U. miniata).

Триба *панкратиевых* (Pancratieae) включает 6 родов и более 20 видов, распространенных

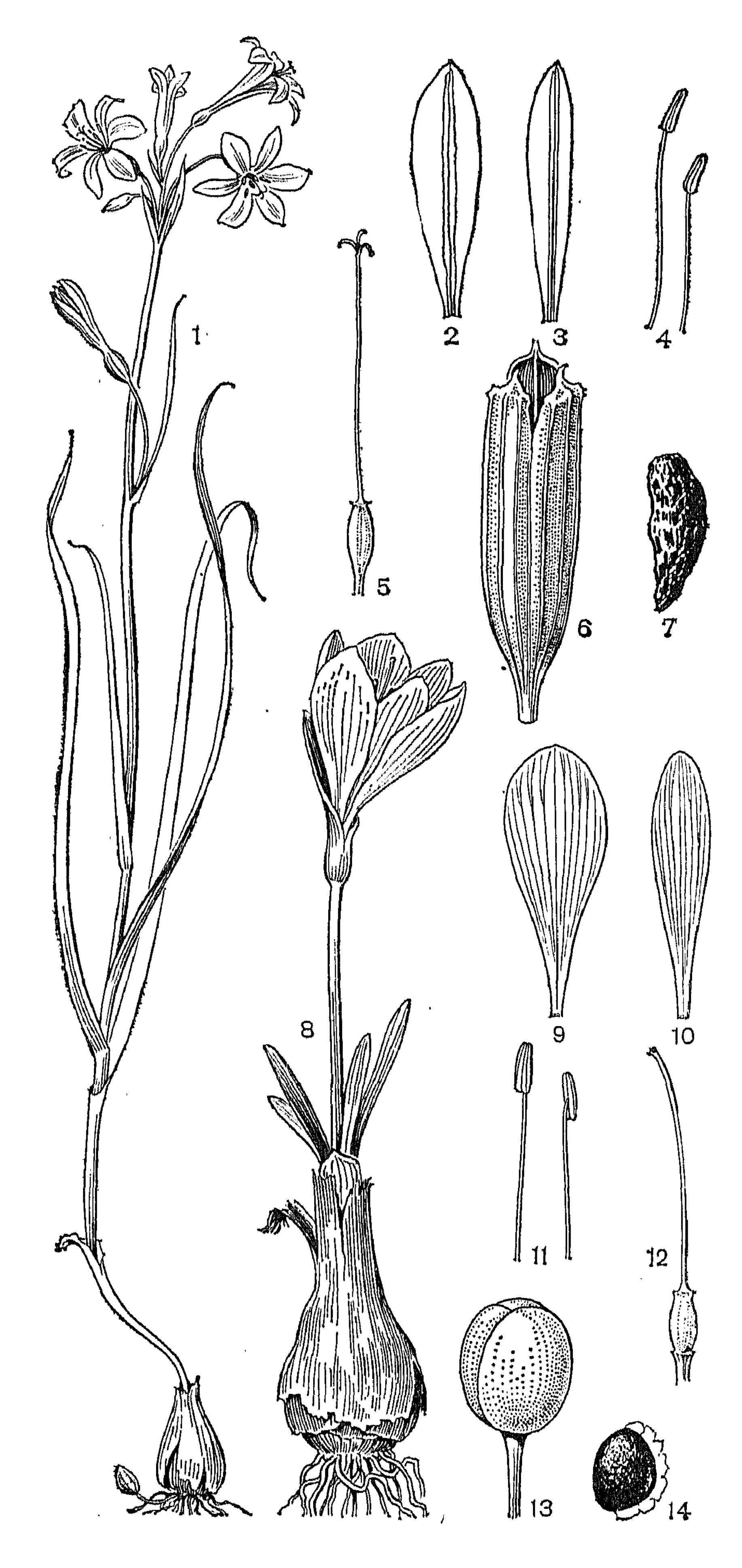


Рис. 57. Амариллисовые.

Иксиолирион ферганский (Ixiolirion ferganicum): *1* — общий вид; *2—5* — части цветка; *6* — плод; *7* — семя. Штернбергия желтая (Sternbergia lutea): *8* — общий вид; *9—12* — части цветка; *13* — плод; *14* — семя.

в восточном полушарии: на Канарских островах, в Средиземноморье, Малой Азии и тропической Азии, Австралии и Юго-Западной Африке. Произрастают панкратиевые в самых разнообразных местообитаниях: по берегам водных бассейнов и в долинах рек, в пустынных районах, на песках, на склонах холмов и гор. Цветки у них крупные, душистые, собраны в зонтик, редко одиночные; околоцветник с длинной трубкой; тычинки с придатками у основания, которые часто срастаются в корону.

Самый крупный род трибы — *панкратиум* (Pancratium). В его состав входят 15 видов, распространенных на Канарских островах, в Средиземноморье, Малой Азии, тропической Азии и Южной Африке. Панкратиум растет в различных условиях: на сухих местах на островах Корсика, Сардиния, Мальта, в Испании и на юге Италии, в пустынных районах на границе Египта и Сирии, на склонах гор влажных и сухих тропиков Индии, на песчаных берегах Средиземного и Черного морей. Листья у панкратиума сидячие, ремневидные. Цветки крупные, белые, душистые, собраны в зонтик по 2—10, иногда одиночные. Околоцветник с длинной трубкой и ланцетными или линейными сегментами. Расширенные и сросшиеся между собой основания тычиночных нитей образуют корону, возвышающуюся над зевом околоцветника. Над короной тычиночные нити свободные, короткие; столбик длинный, нитевидный, с головчатым рыльцем. Плод — коробочка, с угловатыми сдавленными черными семенами. Культивируют несколько видов, в том числе *панкратиум морской* (P. maritimum) и *панкратиум иллирийский* (P. illiricum). В странах с жарким и теплым климатом их выращивают в открытом грунте, в условиях умеренного и холодного климата — в оранжереях.

Триба *эвхарисовых* (Euchanideae) включает 9—10 родов и около 100 видов, распространенных на Американском континенте. Произрастают в разнообразных местообитаниях: в долинах рек, на склонах гор, на высокогорных лугах. Листья сидячие или на черешках; цветки актиноморфные или слегка зигоморфные, с длинной трубкой и развитой короной.

Род *эвхарис* (Eucharis, табл. 17, *4*) включает 10 видов, распространенных в тропической и субтропической областях Центральной и Южной Америки, преимущественно в горных районах, а также по берегам рек в Колумбии и в бассейне реки Амазонки. Листья ланцетные, на длинных черешках. Цветки собраны в рыхлый малоцветковый зонтик, душистые, белые. Околоцветник с длинной трубкой, правильным или слегка зигоморфным отгибом. Разросшиеся основания тычиночных нитей образуют крупную корону, придающую цветку особую привлекательность. Свободные нити тычинок над короной короткие, с качающимися пыльниками. Плод — 3-лопастная коробочка, содержит крупные семена с мясистой кожурой. Эвхарис — одно из распространенных среди любителей-цветоводов тропических луковичных растений. В странах с теплым и жарким климатом его выращивают в открытом грунте, с умеренным и холодным — в оранжереях или в комнатных условиях. В промышленном цветоводстве зарубежных стран его широко используют для выгонки и срезки. Наиболее известны в культуре *эвхарис крупноцветковый* (E. grandiflora, табл. 17, *4*), *эвхарис белоснежный* (E. candida) и *эвхарис Фостера* (E. fosteri).

Самый крупный род трибы эвхарисовых — *гименокаллис* (Hymenocallis, табл. 16, *2*), насчитывающий 56 видов, распространенных в тропической и субтропической Америке: на юго-западе США, в Мексике, Вест-Индии, Центральной и Южной Америке. Растут в различных условиях: в предгорьях и горах, поднимаясь на высоту до 2500 м, в долинах и по берегам рек. Листья сидячие или на коротких черешках. Цветки в многоцветковом зонтике, белые, иногда желтоватые, душистые. Околоцветник с длинной трубкой и узкими линейными или ланцетными сегментами отгиба, актиноморфный или слегка зигоморфный. Тычиночная корона широковоронковидная, крупная, длиной от 2 до 7 см, с короткими тычиночными нитями над верхним краем, несущим несколько зубцов между нитями; пыльники прикреплены основаниями или посередине. Рыльце точечное или головчатое, на нитевидном столбике. Плод — коробочка, с крупными округлыми или угловатыми семенами, по 1—2 или несколько в каждом гнезде. Семена часто прорастают в еще не созревшей коробочке, разрывая ее. Гименокаллисы издавна выращивают в оранжереях и комнатных условиях во всех странах, а в районах с теплым климатом — в открытом грунте. Наиболее часто культивируют *гименокаллис красивый* (H. speciosa), *гименокаллис прибрежный* (H. littoralis, табл. 16, *2*), *гименокаллис корзинковидный* (H. calathina) и др.

Из этой же трибы следует упомянуть род *парамонгайя* (Paramongaia), описанный сравнительно недавно (в 1949 г.). Род представлен одним видом — это *парамонгайя Вебербауэра* (P. weberbaueri), произрастающая на склонах гор в Перу. Крупные, правильные, иногда слегка зигоморфные цветки ярко-лимонной окраски, с крупной тычиночной короной очень эффектны и напоминают нарциссы с крупным привенчиком; завязь 3-гнездная, с многими семязачатками в каждом гнезде; локулицидная

коробочка несет сочные, довольно крупные, уплощенные светло-коричневые семена, снабженные крылом. Культивируется только в Перу местными жителями.

Для двух последних триб — гиппеастровых и нарциссовых характерно наличие в цветке привенчика, образованного выростами околоцветника.

Триба *гиппеастровых* (Hippeastreae) включает 8 родов, из них 6 распространены в тропической и субтропической Америке, 1 — в Восточной и Центральной Азии и 1 — в Сирии и Западной Африке. Привенчик у гиппеастровых представлен небольшими выростами в виде чешуек, расположенных в зеве околоцветника. Цветки довольно крупные, слегка или сильно зигоморфные, собраны в зонтик, реже одиночные.

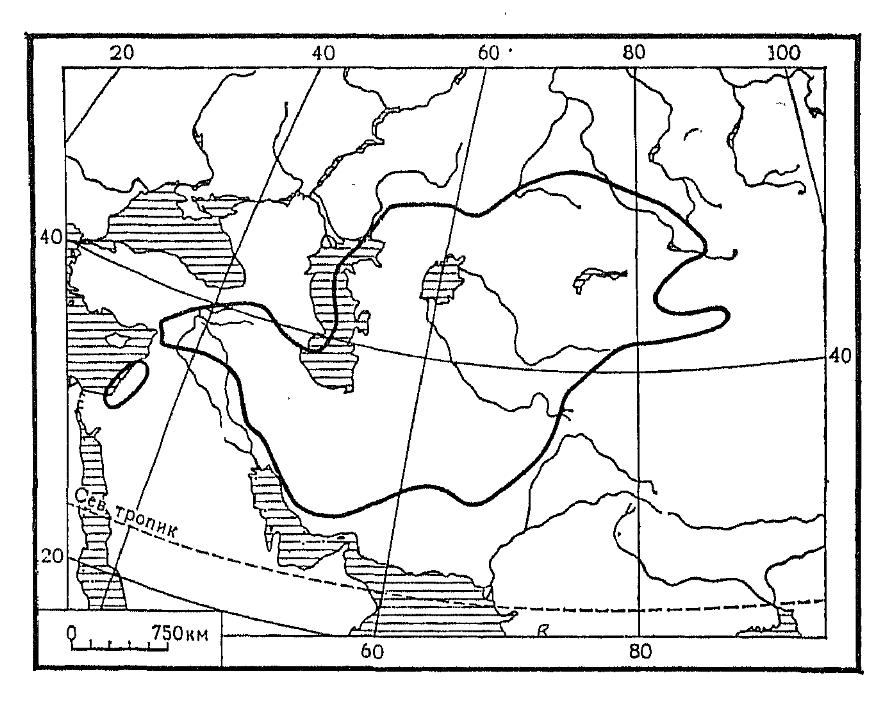
Самый крупный род трибы — *гиппеаструм* (Hippeastrum, табл. 14, *2*, табл. 17, *1*, *5*) включает около 75 видов, распространенных преимущественно в тропической части Южной Америки, но некоторые виды приурочены к субтропикам (Чили, Аргентина, Уругвай). Произрастают в гористых местах: на склонах гор, плоскогорьях, высокогорных лугах и песках. Листья линейные или продолговато-ланцетные, плотные, с выраженным килем на нижней стороне. Цветки крупные, ярко окрашенные, с нежным запахом, собраны в зонтик по 2—4 (редко 5 и более). Околоцветник с короткой трубкой и широко воронковидным отгибом, в зеве которого у ряда видов имеется привенчик в виде чешуевидных выростов. Тычинки изогнутые, собраны в пучок, над которым возвышается столбик, увенчанный 3-раздельным рыльцем. Гиппеаструмы очень декоративны. Крупные (длиной до 15 см) цветки от белой до ярко-красной окраски украшены полосками, точками и пятнами другого оттенка; многие обладают нежным ароматом. В странах с теплым и жарким климатом их выращивают в открытом грунте, с умеренным и холодным — в оранжереях. Гиппеаструм — одно из излюбленных комнатных растений. Наиболее широко культивируют *гиппеаструм полосатый* (H. vittatum, табл. 17, *1*), *гиппеаструм Эванс* (H. evansieae), *гиппеаструм дворцовый* (H. aulicum, табл. 17, *5*), *гиппеаструм сетчатый* (H. reticulatum) и др. Гиппеаструмы легко гибридизируют, и имеется множество как межвидовых, так и межродовых гибридов.

Род *ликорис* (Lycoris, табл. 14, *1*) представлен 10 видами, распространенными в Азии от Восточных Гималаев до Японии (Центральный Китай, остров Тайвань, Корея и Япония). Произрастает в гористых местах, на щебнистых и глинистых склонах гор и высокогорных лугах. Листья узкие, линейные, сизоватые. Цветки слегка зигоморфные, от нескольких до 12 собраны в зонтик. Околоцветник с короткой трубкой и ланцетными, волнистыми по краю сегментами красной и желтой окраски, образующими в зеве чешуевидные выросты. Тычинки собраны в пучок и окружают нитевидный столбик с маленьким головчатым рыльцем. Плод — локулицидная перепончатая коробочка, содержащая немногочисленные округлые морщинистые черные семена с плотной семенной оболочкой. Почти все виды ликориса культивируются. Имеется много сортов, которые в странах с теплым климатом выращивают в открытом грунте, а с холодным — в оранжереях.

Род *шпрекелия* (Sprekelia) представлен одним видом. *Шпрекелия прекраснейшая* (S. formosissima, табл. 14, *5*) растет в гористых районах Мексики и Гватемалы. Листья у нее линейные, появляются весной одновременно с цветоносом, несущим 1, редко 2 цветка. Цветки зигоморфные, крупные, длиной 8—10 см, почти двугубые, ярких красных тонов. Трубка околоцветника очень короткая; 3 сегмента прямостоячие, с отогнутой назад верхушкой и чешуевидными выростами в зеве, 3 сегмента отогнуты книзу. Тычинки, собранные пучком, окружают пестик. Плод — коробочка, несет многочисленные уплощенные семена, окруженные узким крылом. На родине шпрекелия широко распространена в садах, в Европе ее культивируют с XVI в. в оранжереях для срезки.

Триба *нарциссовых* (Narcisseae) включает 3 рода и около 65 видов, распространенных главным образом в Средиземноморской флористической области и в Африке. Привенчик цветка хорошо развит, имеет вид трубки или небольшой зубчатой чаши; цветки одиночные или собраны в зонтик.

Основной род трибы — *нарцисс* (Narcissus, табл. 14, *3*, *4*). В него входит около 60 видов, распространенных от Центральной Европы до Северной Африки и от Западной Европы до Западной Азии. В этих пределах нарциссы растут преимущественно во влажных условиях: высокогорные и долинные луга, орошаемые талыми водами, травянистые склоны гор. Пример разнообразия условий обитания дает *нарцисс узколистный* (N. angustifolius, табл. 14, *4*) — единственный представитель этого рода, произрастающий в Советском Союзе на восточной границе его ареала, в Закарпатской области. Как правило, он встречается небольшими группами на альпийских лугах, склонах гор и низменностях. Исключение составляет крупный массив чистого нарциссового луга на влажной низменности (200 м над уровнем моря) в районе города Хуст, простирающийся на 15 га и занимающий значительную площадь на хребте Свидовец. Листья у нарцисса линейные. Цветки



Карта 2. Ареал рода иксиолирион.

по 1 или нескольку собраны в зонтик. Околоцветник актиноморфный, с длинной трубкой и ланцетными или эллиптическими сегментами белой и желтой окраски; в зеве околоцветника расположен хорошо развитый привенчик различной формы: от длинно-трубчатой, как у *нарцисса ложнонарциссового* (N. pseudonarcissus), до очень короткой, как у *нарцисса поэтического* (N. poëticus). Тычинки и столбик с небольшим рыльцем, не выступают из трубки околоцветника. Плод — коробочка, несет много угловатых черных семян. Нарцисс с его привлекательными, очень душистыми цветками — одно из излюбленных растений цветоводов. Его выращивают в открытом грунте в районах с умеренным и даже холодным климатом (например, в Ленинграде, на Кольском полуострове), где он успешно переносит даже суровые зимы без всякой защиты от морозов. Созданы многочисленные сорта нарциссов. За последние годы получен ряд сортов с розовым крупным привенчиком, придающим цветку особую прелесть.

Подсемейство *иксиолирионовых* (Ixiolirioideae) представлено единственным родом *иксиолирион* (Ixiolirion, рис. 57, *1—7*, табл. 15, *4*), в состав которого входят 5 видов, распространенных в Западной, Средней и Центральной Азии. Произрастают преимущественно в предгорьях и горах, на степных склонах и пустынно-степных шлейфах гор на высоте от 800 до 1500 м над уровнем моря, часто спускается ниже; охотно расселяется на пахотных землях, засоряя посевы. Небольшая клубнелуковица иксиолириона к концу вегетации отмирает и заменяется новой. Стебель облиственный, длиной от 15 до 50 см, несет от 3 до 7 желобчатых, у верхушки заостренных листьев, из которых большинство прикреплены к нижней части стебля. Цветки собраны в щитковидном или кистевидном соцветии; околоцветник воронковидный или колокольчатый, сине-фиолетовый, почти до основания шестираздельный; тычинки расположены в 2 круга, наружные короче внутренних; столбик нитевидный, с 3-лопастным рыльцем. Плод — коробочка, раскрывающаяся на верхушке, с многими черными, угловатыми семенами (рис. 57, *7*). Культивируется только в открытом грунте, к выгонке не пригоден.

Большинство амариллисовых — декоративные растения. Разнообразие формы и окраски цветков, их размер и аромат придают им особую ценность (табл. 14—17). Все амариллисовые легко гибридизируют. В настоящее время имеются сотни сортов и садовых форм и число их с каждым годом возрастает. Но наиболее интересны межродовые гибриды, которые дают возможность получить растения с совершенно новыми декоративными признаками, несвойственными существующим родам амариллисовых. Межродовая гибридизация открывает широкие перспективы по увеличению ассортимента декоративных амариллисовых.

СЕМЕЙСТВО ФОРМИЕВЫЕ (PHORMIACEAE)

Семейство объединяет 5 родов и около 36 видов, распространенных в тропических и отчасти субтропических областях всех континентов, за исключением Европы. Самый крупный род — *дианелла* (Dianella) — насчитывает около 25 видов и широко представлен в странах Юго-Восточной Азии, Австралии и на островах Тихого океана. Два вида дианеллы встречаются только в Новом Свете: *дианелла боливийская* (D. boliviana) растет в Андах на высоте около 3500 м над уровнем моря в парамосах, отличающихся достаточно суровым климатом; *дианелла сомнительная* (D. dubia), так же как и монотипный род *экскремис* (*экскремис сжатый* — Excremis coarctata), встречается в высокогорных областях Перу, Колумбии и Венесуэлы. Богаты формиевыми Восточная и Юго-Восточная Австралия и остров Тасмания. Здесь представлено около 9 видов дианеллы и эндемичные роды *стипандра* (Stypandra) с 3 видами и небольшой род *блендфордия* (Blandfordia, рис. 58, *6—9*). Одно из знаменитых текстильных растений *формиум прочный*, или *новозеландский лен* (Phormium tenax), широко распространено в Новой Зеландии и на островах Чатем, Норфолк, Стьюарт и Окленд.

Экологические условия обитания формиевых чрезвычайно разнообразны. Особенно показательна в этом плане дианелла. *Дианелла промежуточная* (Dianella intermedia), например,

в Новой Зеландии растет на пемзовых почвах с небольшим слоем гумуса среди кустарников из лептоспермума и папоротника орляка. На островах Новые Гебриды она встречается в подлеске араукариевых лесов, а на Новый Каледонии — в зарослях казуарины. Ее можно встретить также на железнодорожных откосах, на каменистых берегах рек, на песчаных побережьях. Но, вероятно, самым пластичным видом, дающим много форм, является восточноазиатская *дианелла мечевидная* (D. ensata). От морских побережий она поднимается в горы до 2700 м. Дианелла мечевидная растет в глубине тропических дождевых лесов и в светлых зарослях кустарников, у потухших кратеров и по берегам рек, на рисовых полях и на влажных скалах. Она является единственным представителем этого семейства, встречающимся в Восточной Африке и на острове Мадагаскар. Виды блендфордии растут большей частью в горных вечнозеленых лесах, иногда на торфянистых болотах.

Характерную, ни с чем не сравнимую черту ландшафта Новой Зеландии создает формиум прочный (рис. 58, *1*). Особенно пышно новозеландский лен развивается по берегам рек и медленно текущих ручьев, по краям болот и озер. Он растет на прибрежных холмах и дюнах, а поднимаясь в горы, встречается в зарослях вечнозеленых кустарников из лептоспермума, персонии и папоротника орляка. Крупные заросли этого растения встречаются на Северном острове в долине реки Манавату. Отдельными группами новозеландский лен растет и в злаковниках — формациях, образованных различными злаками. Второй вид этого рода — *формиум Кука* (Phormium cookianum), или *горный лен*, не так широко распространен, как формиум прочный, хотя встречается на обоих островах Новой Зеландии. Он является характерным компонентом субальпийских буковых лесов из нотофагуса (Nothofagus cliffortioides). Растет он и на побережьях, но, в отличие от формиума прочного, предпочитает сухие скалистые места. Нередко после лесных пожаров формиум Кука становится пионером в возобновлении растительного покрова.

Формиевые — многолетние травянистые растения с коротким толстым корневищем. От корневища вверх развиваются побеги, которые образуют достаточно плотные группы — куртины. Стебли формиевых большей частью не превышают 30 см. У *дианеллы яванской* (Dianella javanica), австралийского вида *стипандры крупноцветковой* (Stypandra grandiflora) они достигают в высоту 1—2 м. Первоначально их стебли равномерно покрыты листьями, но с возрастом нижние листья опадают и растения при-

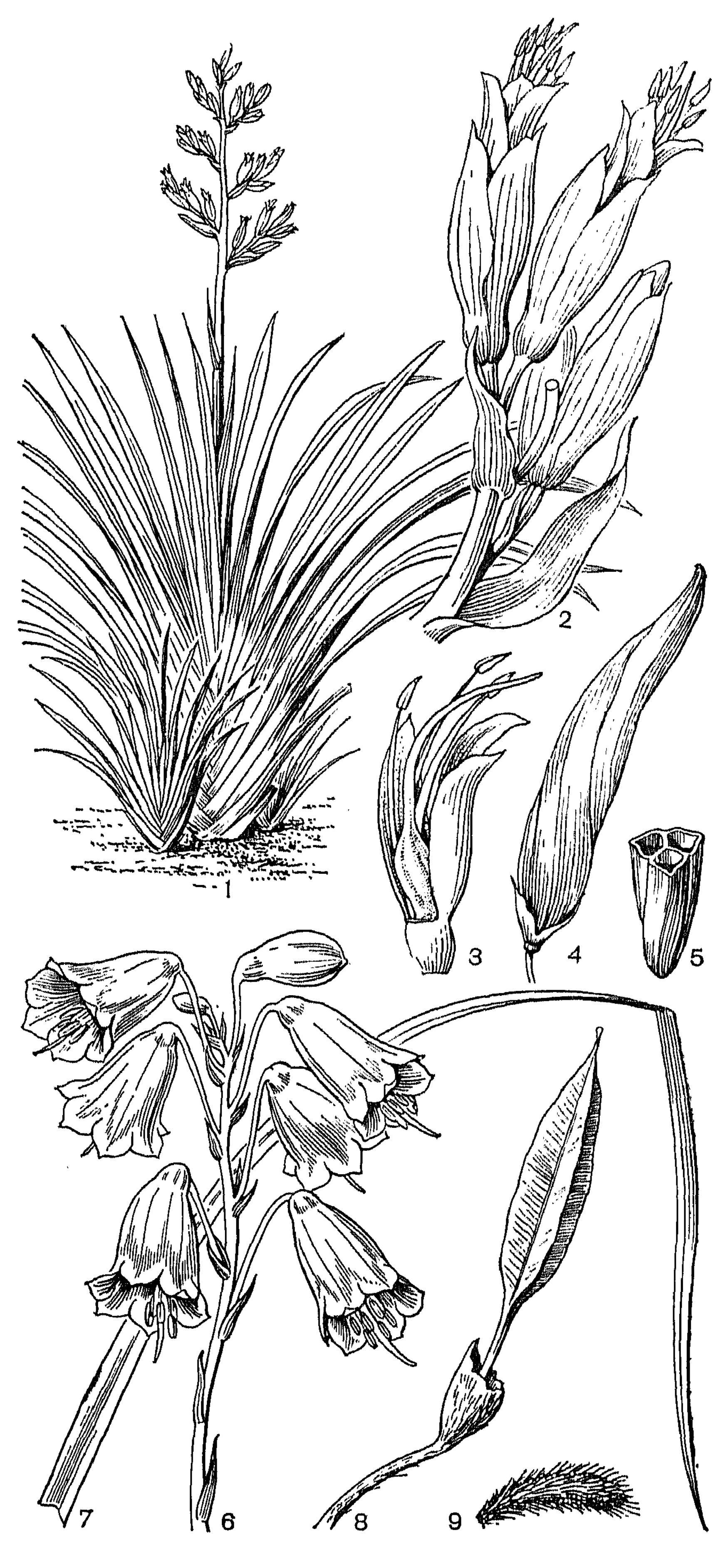


Рис. 58. Формиевые.

Формиум прочный, или новозеландский лен (Phormium tenax): *1* — общий вид растения с соцветием; *2* — ветвь соцветия; *3* — цветок (удалены 3 сегмента околоцветника и 3 тычинки). Формиум Кука (P. cookianum): *4—5* — плод. Блендфордия крупноцветковая (Blandfordia grandiflora): *6* — соцветие; *7* — лист; *8* — плод; *9* — семя.



Рис. 59. Формиевые.

Дианелла голубая (Dianella caerulea): *1* — верхняя часть растения; *2* — цветок; *3—4* — тычинка; *5* — плод. Дианелла дубравная (D. nemorosa): *6* — общий вид цветущего растения.

обретают вид драцен, с характерной кроной. *Дианелла голубая* (Dianella caerulea, рис. 59, *1*) по характеру роста напоминает бамбук. Ее стебли быстро растут в высоту, сохраняя почти одинаковый диаметр. Они покрыты длинными коричневыми чешуевидными листьями, и только верхушка несет веер зеленых листьев. После опадения чешуй отчетливо видны утолщенные узлы и междоузлия, равномерное чередование которых придает стеблю вид бамбука. У новогвинейской *дианеллы мелкопильчатой* (D. serrulata) стебель настолько мал, что практически становится невидимым.

Листья формиевых линейные, линейно-ланцетные, большей частью длиной 15—30 см и шириной 0,5—3,5 см. У дианеллы промежуточной и *дианеллы тасманской* (D. tasmanica) они длиной почти 1,5 м. Темно-зеленые с сизым налетом листья новозеландского льна достигают в длину 2—3 м при ширине 5—12 см. Они, как меч, устремляются кверху. Листья формиевых возникают на очень коротких междоузлиях и располагаются в два ряда в одной плоскости, как веер. Основание листа имеет влагалище, которое подобно черепице плотно налегает одно на другое. Иногда, как, например, у новогвинейского вида *дианеллы однолистной* (D. monophylla), число листьев редуцируется до одного.

Листья новозеландского льна по праву считают одними из самых прочных. Механические волокна имеют толстую оболочку и выдерживают максимум натяжения. Немецкий ученый С. Швенденер вычислил, что сила сопротивления таких клеток выше, чем у каленого железа и кованой стали. Опыт, проведенный в Ботаническом институте АН СССР, показал, что лист новозеландского льна выдерживает массу в 410 кг. Второй вид этого рода — формиум Кука — имеет значительно менее прочные листья, которые не превышают в длину 2,5 м.

Цветение формиевых на родине приурочено к ноябрю — январю, что соответствует в южном полушарии лету. Обоеполые, правильной формы, 3-членные цветки собраны в верхушечное метельчатое, кистевидное (у блендфордии) соцветие. Мощную метелку высотой до 5—6 м ярко-красных цветков развивает новозеландский лен. У прочих формиевых соцветие, как правило, невысокое, хотя у некоторых видов дианеллы оно достигает почти метровой высоты. Число цветков соответственно величине соцветия очень различно: от 4—6 у дианеллы мелкопильчатой до 500 и более у новозеландского льна. Доли околоцветника свободные, почти одинаковые по форме и длине. У блендфордии они срастаются и напоминают цветки колокольчика. Она обладает самыми крупными цветками длиной 4—5 см; самые мелкие (около

5 мм) у *дианеллы черной* (D. nigra). Преобладающая окраска у дианеллы небесно-голубая; у блендфордии — красная, переходящая на верху околоцветника в оранжевый цвет; у формиума Кука наружные доли околоцветника желтые или красные, а внутренние зеленые. Однако окраска цветков формиумов очень изменчива. У формиума Кука есть разновидности с красными цветками, а у новозеландского льна — с желтыми. Цветки дианеллы остаются полностью открытыми короткое время. Затем у большинства видов сегменты околоцветника смыкаются и плотно склеиваются с завязью и тычинками, так что отделить их друг от друга невозможно. Вскоре они засыхают и с развитием завязи не выдерживают натяжения, разрываются и опадают. Остается лишь небольшая часть околоцветника у основания завязи. У новозеландского льна при выращивании его на Кавказе в Аджарии цветонос развивается около месяца и затем еще в течение двух месяцев (июль — август) постепенно снизу вверх идет раскрытие цветков. Они держатся открытыми в течение 3—5 дней, а потом увядают. Цветки являются протандричными. Обилие пыльцы и нектара привлекает к ним птиц-опылителей. Как сообщает П. Кнут (1904), это колибри, попугаи кака, медососы (семейство Meliphagidae) — птицы из отряда воробьиных, которые с помощью особой щетки на кончике языка высасывают нектар.

Тычинки расположены в два круга и прикреплены к основанию сегментов околоцветника. У блендфордии они прикрепляются в середине околоцветника или несколько выше. Тычиночные нити тонкие, нитевидные, у стипандры в основании или сразу под пыльниками с шерстистым или войлочным опушением. У экскремиса они утолщены в середине, а внизу срастаются в валик. У дианеллы непосредственно под пыльниками тычиночные нити сильно вздуты. Это образование в виде зоба, желтого или оранжевого цвета, особенно развито у дианеллы голубой и *дианеллы гладкой* (D. laevis). Некоторые ботаники описывали их как желёзки. В целом их строение напоминает желёзки, однако проверенных данных о функции этого образования нет. У *дианеллы увенчанной* (D. coronata) вместо зобовидного образования имеются сосочковидные выросты. Пыльники линейные или линейно-ланцетные, раскрываются верхушечными щелями. У стипандры, блендфордии и дианеллы яванской они после цветения скручиваются в виде улитки. Пыльцевые зерна у блендфордии однобороздные, а у формиума и дианеллы с трехлучевой бороздой.

Гинецей синкарпный и состоит из 3 плодолистиков; завязь верхняя, 3-гнездная, с многими семязачатками; столбик тонкий, нитевидный, с небольшим головчатым рыльцем; у экскремиса столбик довольно толстый, с маленькими долями рыльца. Плоды формиевых удлиненные локулицидные коробочки с многими семенами. У формиума прочного коробочка достигает в длину 20 см. У формиума Кука три ее грани перекручены. У дианеллы плоды шаровидные или удлиненно-шаровидные голубые ягоды. Семена формиевых черные, блестящие, а у блендфордии покрыты волосовидными сосочками.

Из двух видов формиума мировую известность завоевал новозеландский лен. С давних времен коренные жители Новой Зеландии — маори использовали его в качестве текстильного растения. Отсюда происходит родовое название, означающее «циновка», «корзиночка». Для того чтобы получить волокно, маори соскребали острым краем раковины наиболее жесткую часть листьев, затем листья вымачивали в проточной воде в течение 4—5 дней, чтобы удалить слизь, и, наконец, мяли, отбеливали на солнце и высушивали. В народной медицине использовали также сок корней и основания листьев. Молодые листья новозеландского льна служили для изготовления традиционных украшений, которые юноши дарили своим избранницам. Маори активно не разводили новозеландский лен, а использовали его природные запасы.

Экспорт волокна начался в 1828 г., однако в Англии это растение стало известно еще раньше от французского мореплавателя и исследователя Л. К. Фрейсинета. Его выращивали как горшечное растение при дворе короля Георга II. Благодаря способности новозеландского льна выдерживать понижение температуры до —12... —15 °С, его стали разводить во многих странах мира: первоначально в Англии, затем в Мексике, Бразилии, Чили, Аргентине. В Японии до второй мировой войны ежегодно производилось 10—12 тыс. т волокна. В СССР новозеландский лен культивируют с конца прошлого столетия на Черноморском побережье Кавказа, главным образом в ботанических садах.

Современный процесс обработки листьев новозеландского льна напоминает древний способ маори, с той лишь разницей, что в настоящее время почти все операции выполняют машины. Из новозеландского льна ткут дорожки, маты, обивочный материал, причем его часто комбинируют с сизалем (агава сизалевая). Из новозеландского льна делают традиционные юбки «пиу-пиу». Из свежего зеленого листа вырезают узкие полоски, которые затем подвергают специальной обработке: скоблят, вымачивают, красят. В результате из каждой

полоски листа получается тонкая длинная трубочка белого цвета с черными поперечными «поясками». На одну юбку необходимо приблизительно 240 таких трубочек.

Среди формиевых немало декоративных растений. Из австралийских видов наиболее популярны дианелла голубая — невысокий кустарник с нежными голубыми цветками и плодами, блендфордии — с крупными красными или желто-красными цветками. Во многих ботанических садах и оранжереях выращивают культурные формы новозеландского льна с красно-пурпурными или пестрыми листьями.

СЕМЕЙСТВО АГАВОВЫЕ (AGAVACEAE)

Семейство объединяет 10 родов и около 450 видов, распространенных в тропических и субтропических засушливых областях Северной и Центральной Америки, на севере Южной Америки, на островах бассейна Карибского моря, а также в Восточной Азии. Северная граница ареала агавовых доходит до 40—41° с. ш., где в штате Колорадо в Скалистых горах на высоте 2000—2500 м над уровнем моря растет стелющаяся среди камней *юкка сизая* (Yucca glauca). Южная граница ареала проходит через Венесуэлу и Колумбию. В Венесуэле несколько видов агав распространены главным образом в прибрежной зоне и на близлежащих островах (Кюрасао, Аруба). В Колумбии в горах бассейна реки Каука встречается *агава Валлиза* (Agave wallisii) и широко известная в культуре *фуркрея Селло* (Furcraea selloa, табл. 18, *5*). Очень разнообразны агавы на Багамских островах и Ямайке, однако основное видовое богатство сосредоточено в Мексике и на юге США. Здесь наряду с широко известными растениями, как *юкка* (Yucca) и *агава* (Agave, рис. 60, табл. 18), представлены редкие, малоизвестные роды *псевдобравоя* (Pseudobravoa), *прохниантес* (Prochnyanthes) и *геспералоэ* (Hesperaloe). Только один род *хоста* (Hosta, табл. 18, *4*) приурочен к умеренно теплым областям Восточной Азии (Япония, Китай, полуостров Корея, СССР — Приморский край и остров Сахалин).

Агавовые — в основном корневищные древовидные растения, для которых характерно вторичное утолщение стебля однодольного типа. Так, у *юкки коротколистной* (Yucca brevifolia, табл. 18, *1*) ствол бывает высотой до 12 м и диаметром 60 см. У агавы он сильно укорочен и обычно не превышает 30—50 см, но отдельные виды, как, например, *агава Карвинского* (Agave karwinskii), образуют ствол высотой до 4 м. Роды хоста, *полиантес* (Polianthes), псевдобравоя и прохниантес представлены многолетними травянистыми формами (рис. 62, *7—11*). Сосуды находятся только в корнях (с простыми перфорациями у агавы и лестничными у хосты). Листья агавовых суккулентные или кожистые, большей частью крупные и собраны в прикорневой розетке или расположены пучком на вершине ствола. Цветки большей частью белые, кремовые или зеленоватые. Они двудомные, актиноморфные или слабозигоморфные (у полиантеса). У большинства представителей они собраны в крупное верхушечное соцветие — кисть, колос или метелку. У агавы и *фуркреи* (Furcraea) соцветие достигает в высоту 8—10 м. Сегментов околоцветника 6, расположенных в два круга, одинаковых по форме и почти не отличающихся по окраске. Обычно они срастаются (кроме юкки и фуркреи) в более или менее длинную трубку. Шесть длинных тычинок прикрепляются к основанию лепестков или трубки венчика. Пыльники интрорзные, открываются продольными щелями. Оболочка пыльцевых зерен однобороздная или реже (полиантес) с двумя дистальными бороздами, с толстой сэкзиной. Столбик нитевидный, а у фуркреи он трехгранно утолщен; рыльце 3-лопастное. Завязь 3-гнездная, у большинства родов нижняя, но у юкки, геспералоэ и хосты она верхняя. Семязачатки анатропные, многочисленные, расположенные в два ряда друг над другом. Плод — локулицидная коробочка, а у *юкки ягодовидной* (Yucca baccata), *юкки алоэлистной* (Y. aloifolia, табл. 18, *2*) и некоторых других ягодообразный. Семена плоские, черные.

Семейство агавовых делят на 3 трибы: *хостовые* (Hosteae), *юкковые* (Yucceae) и *агавовые* (Agaveae).

Триба хостовых включает один род хоста, насчитывающий около 40 видов. По внешнему виду хоста очень заметно отличается от всех других членов семейства. Это — многолетние травянистые растения с поверхностным компактным или слабо разветвленным корневищем. Листья на черешках от узколанцетных до широкояйцевидных расположены пучками в основании укороченного стебля. Белые или нежно-лиловые цветки собраны в невысокую кисть. Они растут по скалистым и каменистым берегам рек, нередко у самой воды, по лесным опушкам, у ручьев, а иногда на заболоченных участках.

Хоста вздутая (Hosta ventricosa) и *хоста ланцетовидная* (H. lancifolia) встречаются в СССР на Курильских островах и Сахалине. В современной ботанической литературе хосту относят к семейству лилейных. Однако с агавовыми ее сближает одинаковый набор хромосом (тип Yucca-Agave), целый ряд эмбриологических признаков и данные серологии (исследования В. С. Чупова и Н. Г. Кутяви-

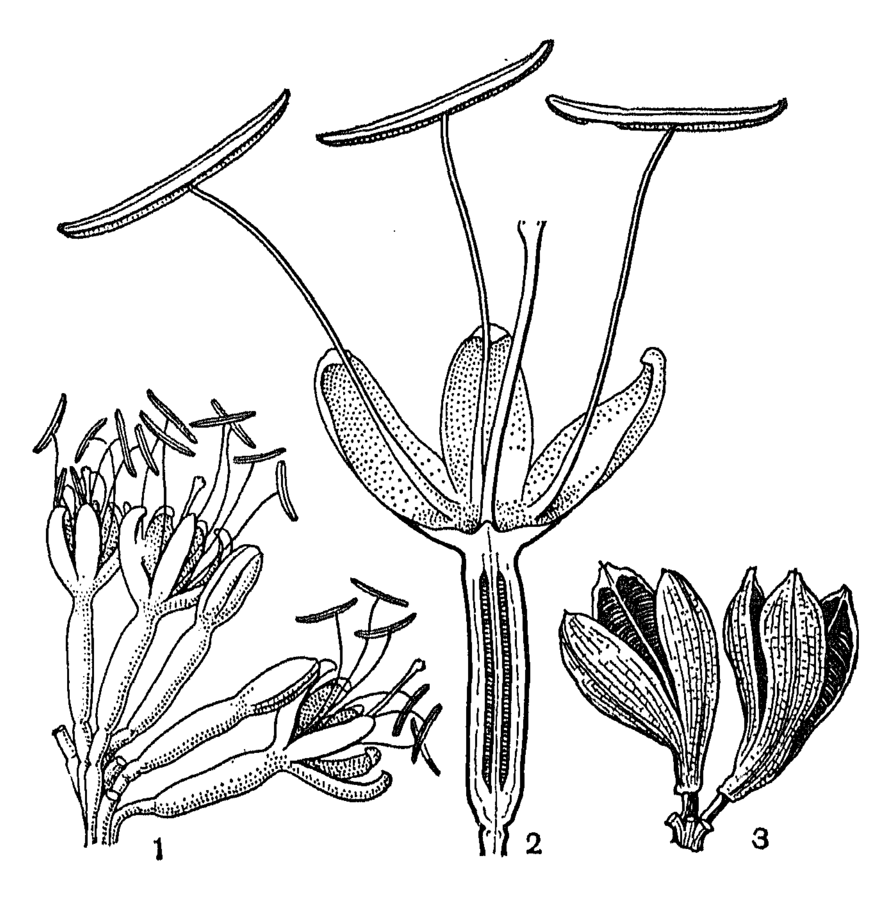


Рис. 60. Агава восковая, подвид почти восковая (Agave cerulata subsp. subcerulata):

1 — пучок цветков боковой ветви соцветия; 2 — продольный разрез цветка; 3 — плоды.

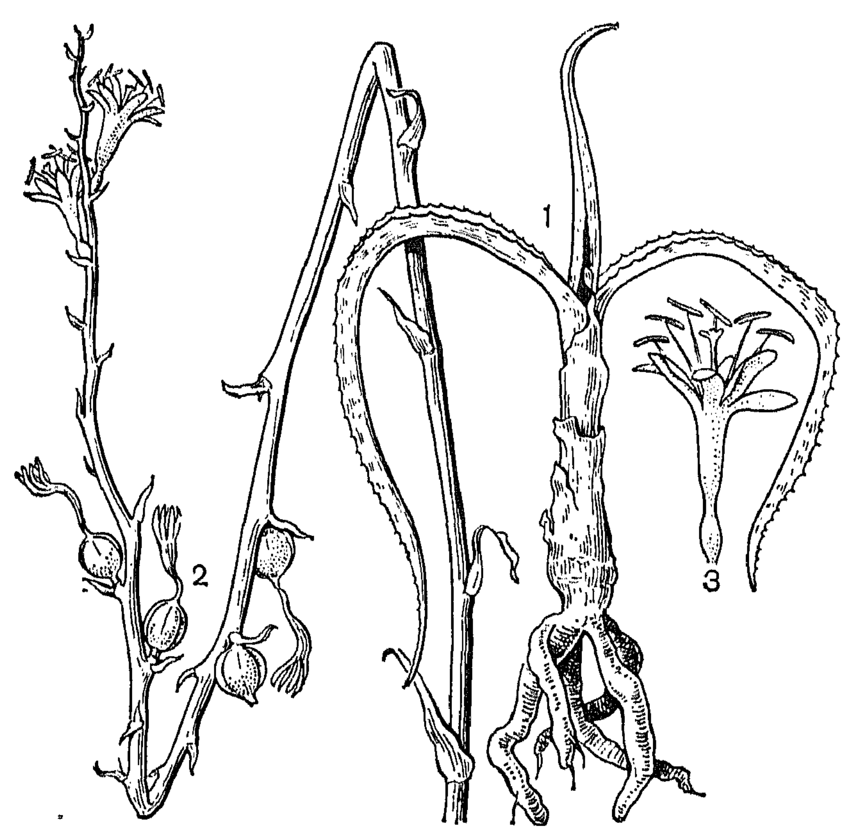


Рис. 61. Манфреда многопятнистая (Manfreda maculosa):

1 — общий вид; 2 — соцветие; 3 — цветок.

ной, 1978). Хосту издавна выращивают в Японии как декоративное растение, откуда в конце XVIII в. она попадает в европейские сады. Наиболее известны в культуре *хоста курчавая* (H. crispula), *хоста подорожниковая* (H. plantaginea, табл. 18, *4*), *хоста Фортьюна* (H. fortunei) и ее культурные разновидности с полосатыми или пятнистыми листьями. В китайской медицине используются также корни хосты вздутой как средство от зубной боли.

В трибе *юкковых* (Yucceae) 2 рода — геспералоэ и юкка. Последний рассматривается здесь в широком объеме и включает в себя роды *геспероюкка* (Hesperoyucca), *клистоюкка* (Clistoyucca), *самуэла* (Samuela) и *саркоюкка* (Sarcoyucca). У представителей этой трибы, в отличие от большинства других агавовых, верхняя завязь, а сегменты околоцветника свободные, не срастающиеся в трубку. Геспералоэ долгое время оставалось загадкой для ботаников. Эти почти бесстебельные растения с длинными линейными кожистыми листьями, подобно злакам, образуют плотные дерновины. Их листья с отделяющимися по краю волокнами напоминают листья юкки, а колокольчатовидные цветки — алоэ (отсюда и название рода). Вот почему во второй половине XIX в. одни ботаники относили эти растения к роду юкка, а другие — к алоэ. Спор разрешил американский ботаник Г. Энгельманн, который в 1871 г. установил для них новый род геспералоэ, указав, что его листья, пыльца и семена такие же, как у юкки, а околоцветник и гинецей как у алоэ, в то же время тычинки, как у агавы.

Цветки геспералоэ эфемерны, опыляют их птицы. В течение дня цветки меняют вертикальное положение на горизонтальное, а затем цветок повисает. К концу дня он теряет свою красоту. Обильный нектар, выделяемый тремя крупными желёзками, склеивает в единую массу столбик, лепестки и тычинки.

В роде геспералоэ 3 вида, из них *геспералоэ мелкоцветковое* (Hesperaloe parviflora, рис. 62) имеет редкую в семействе агавовых розово-красную окраску цветка.

Юкка, в отличие от геспералоэ, большей частью образует древовидный ствол высотой нередко до 6 м, даже 12 м. Такие великаны, как *юкка карнерозанская* (Yucca carnerosana), ранее относившаяся к роду самуэла, *юкка сильная* (Y. valida), и некоторые другие, возвышаются в пустынях среди невысоких колючих кустарников. Их стволы укутаны старыми повисшими вниз засохшими листьями, а вершину растения венчает мощное соцветие из белых цветков. Некоторые виды, например *юкка нитчатая* (Y. filamentosa), *юкка повислая* (Y. flaccida, табл. 18, *6*, *7*), *юкка равнинная* (Y. campestris), не имеют ствола. Они обильно ветвятся, образуя плотные дерновины.

Известно около 50 видов юкки. Ареал рода протянулся от Атлантического побережья Флориды и островов Карибского моря, через южные штаты США и Мексику до Калифорнии. Юкки растут в засушливых местах, предпочитая сухие открытые пространства с песчаными, каменистыми или известковыми почвами. Многие виды встречаются в креозотовых пустынях из креозотового куста (Larrea tridentata) в ассоциации с дазилирионом (Dasylirion sp.), окотилло (Fouquieria splendens), опунцией (Opuntia sp.) и другими колючими растениями. В сосново-можжевеловых лесах на высоте 2000—2450 м растут *юкка преузкая* (Yucca angustissima), *юкка ягодовидная* (Y. baccata), занимающая очень широкий ареал на юго-западе США, *юкка Стэндли* (Y. standley) — одно из самых маленьких растений этого рода, стебель которой в высоту не превышает 20 см. Один из красивейших видов — *юкка Трекуля* (Y. treculeana, табл. 18, *2*) на большей части своего ареала растет в зарослях колючих жестколистных кустарников (чаппараль). Многие виды юкки являются также непременным элементом кактусово-акациевых саванн. По берегам пересыхающих ручьев, у подножия гор или по краям крутых каменистых каньонов — везде можно встретить одиноко растущие юкки, которые, как правило, не образуют плотных насаждений. Исключением в этом плане является юкка коротколистная, известная под названием *«дерево Джошуа»* («Yoshua-tree»). Поражает необычный внешний вид этого растения. Огромное дерево, высотой до 9 м, с мощным, обильно и причудливо ветвящимся стволом, как древний исполин, возвышается в пустыне среди бесплодных песков и невысоких колючих кустарников. Эта юкка одна из немногих, развивающих огромную крону. Самые старые экземпляры, по некоторым данным, достигали возраста 800 лет. Ареал юкки коротколистной проходит через пустыню Мохаве в штатах Аризона и Калифорния. В этих местах она иногда образует своеобразные разреженные леса, которые тянутся на несколько километров. Для сохранения этого удивительного растения был создан в окрестностях Риверсайда (штат Калифорния) заповедник «Национальный памятник дерева Джошуа» («Yoshua Tree National Monument»).

У видов юкки наблюдается очень своеобразный и интересный механизм перекрестного опыления. Цветки открываются ночью и опыляются маленькой белой бабочкой из рода пронуба (Pronuba yuccasella). С наступлением темноты, когда белые цветки выделяют приятный аромат, самка пронубы приступает к сбору пыльцы. Она клейкая и напоминает замазку. Пронуба скатывает пыльцу в комочек и благодаря зубоподобному цепкому и колючему придатку переносит ее к другому цветку. Здесь бабочка вдавливает пыльцу в рыльце, а затем откладывает в завязь цветка свои личинки. В результате семязачатки оплодотворяются, а личинки питаются развивающимися семенами. Их так много в плоде, что хватает и для личинок бабочки, и для воспроизведения растения. С наступлением дня бабочки обоих полов (их скапливается достаточно большое количество) остаются в цветке. Они сидят на тычиночных нитях и, вероятно, в это время питаются пыльцой.

Впервые об опылении юкки стало известно в 1872 г. из короткого сообщения известного американского ботаника Г. Энгельманна. Несколькими годами позже, в 1878 г., американский энтомолог Ч. Рили подробно изучил и описал удивительное поведение этой бабочки. Другой вид пронубы — P. synthetica — вступает в контакт только с юккой коротколистной. Единственным самоопыляющимся видом является юкка алоэлистная.

Юкка — прекрасное декоративное растение. Ее нередко выращивают в садах, парках и оранжереях многих стран мира. Некоторые виды юкки стали известны науке благодаря коллекциям ботанических садов. Так, в 1859 г. русским ботаником Э. А. Регелем была описана *юкка слоновая* (Y. elephantipes), выращенная в оранжереях Санкт-Петербургского ботанического сада. На территории нашей страны юкку культивируют на Черноморском побережье Кавказа и Крыма с 1816 г. Особенно известны юкка нитчатая, *юкка славная* (Y. gloriosa), юкка алоэлистная. Два последних вида морозоустойчивые и выдерживают температуру до —15 °С. В культуре юкки, за исключением юкки алоэлистной, из-за отсутствия опылителей не плодоносят. Из жестких листьев юкки получают прочное техническое волокно. Из цветков юкки слоновой местные жители приготавливают салат. Многие виды юкки используют в качестве живых изгородей.

Триба *агавовые* (Agaveae) — самая крупная в семействе. В нее входят 7 родов и около 360 видов, из них более 300 относятся к роду *агава* (Agave). В переводе с греческого «агава» означает «статная, видная». Первые упоминания европейцев о ней относятся к середине XVI в. В Европу агавы попали во второй половине XVI в., первоначально в Испанию, а затем в Италию и Францию. Итальянский ботаник А. Чезальпино видел цветущую агаву в городе Пизе в 1583 г., а И. Камерариус — во Флоренции в 1586 г. Агава быстро завоевала признание как интересное декоративное растение. Благодаря сравнительной легкости вегетативного размножения ее

разводят во многих странах Средиземноморья.

Как уже говорилось вначале, агава, за несколькими исключениями, не образует ствола. Ее листья крепкие, большей частью сочные, собраны в плотную розетку. У большинства видов ее диаметр достигает 3 м, а у *агавы Франдзозини* (A. franzosini) — 4,5 м. Как исключение можно назвать *агаву клобучковую* (A. cucullata) с листьями длиной до 10 см и *агаву карликовую* (A. pumila), листовая розетка которой диаметром не более 3—4 см. В розетке обычно от 20 до 50 листьев, а у *агавы парноцветковой* (A. geminiflora) их до 200. Они такие тонкие и узкие, что ее называют «тростниколистной». По краям листа агавы имеются крепкие шипы, особенно внушительные у *агавы неустрашимой* (A. ferox), а у *агавы нитеносной* (A. filifera) и некоторых других отделяются тонкие волокна. Конец листа заканчивается колючкой. Паренхимная ткань листа узкоспециализирована как водозапасающая, а эпидерма покрыта голубоватым восковым налетом, препятствующим чрезмерному испарению влаги. В течение периода роста агавы развивают от 3 до 7 листьев, каждый из которых живет несколько лет.

Агавы, за небольшим исключением,— монокарпики, цветущие один раз в жизни. Одни виды цветут на родине в возрасте 5—15 лет, другие — в 50 и даже 100 лет. На Черноморском побережье Кавказа и Крыма *агава американская* (A. americana, табл. 18, *3*) цветет на 10—12-й год. В оранжереях ботанического сада Ботанического института АН СССР в Ленинграде наблюдалось цветение *агавы многоколючковой* (A. polyacantha) в возрасте 25 лет, а *агавы Вера-Крус* (A. vera-cruz) — в 35 лет.

Цветение агав — зрелище очень впечатляющее, запоминающееся надолго. У большинства видов цветонос поднимается на высоту до 3 м. У агавы американской он достигает 8 м, а у *агавы Сальма* (A. salmiana) и агавы неустрашимой — даже 10 м! Цветонос развивается 2—3 месяца, и затем еще в течение нескольких месяцев постепенно раскрываются цветки. Они окрашены в зеленоватый или желтоватый цвет и располагаются пучками по 2—4 — 6—8 на боковых ветвях соцветия. У *агавы узколистной* (A. angustifolia) в соцветии насчитывают более 2000 цветков. Длинные тычинки далеко выступают из околоцветника. Их пыльники крупные, подвижные, созревают раньше завязи (протандрия). По наблюдениям Е. Кокрума и Б. Хейворда (1962), цветки *агавы Шотта* (A. schottii) и агавы узколистной опыляются летучими мышами (хироптерофилия) из рода лептониктерис (Leptonycteris nivalis). Раскрытие цветков в ночное время, обилие сладкого нектара и пыльцы со специфическим запахом привлекают ночных опылителей. Наличие высокого прочного цветоноса позволяет летучим мышам «приземлиться» и, медленно спускаясь вниз по соцветию, слизывать пыльцу и нектар. В дневное время цветки посещают пчелы, не исключена также возможность и ветроопыления. В Эквадоре наблюдали опыление агав гигантскими колибри из рода патагония (Patagonia gigas). На Ямайке, по данным Л. Галдинга, *агава отпрысконосная* (A. sobolifera) опыляется райскими колибри (Topaza pella). По данным А. Бергера (1915), в Африке одичавшие агавы активно посещаются птицами-нектарницами (Nectarinia famosa). Случайными опылителями бывают также мыши и крысы. Плоды агав долгое время остаются на засохшем цветоносе. С каждым порывом ветра из растрескавшихся коробочек часть семян высыпается и разносится на большие расстояния. Однако не у всех видов развивающиеся плоды полноценны. Нередко семена недоразвиты и в этом случае органом размножения являются бульбиллы — небольшие дочерние растеньица, развивающиеся на цветоносе из адвентивных (придаточных) почек. Бульбиллы имеют корни и, отрываясь ветром от соцветия, быстро укореняются. Их жизнеспособность сохраняется в течение нескольких лет.

Агавы — характерные представители флоры юга США, Центральной Америки и Вест-Индии. В Южной Америке они обитают в прибрежных областях Венесуэлы и близлежащих островов, а в Колумбии — в бассейнах рек Магдалены и Кауки. Агавы встречаются и в Перу, однако, по всей вероятности, в данном случае речь идет об их разведении, как и в странах Средиземноморья и Индии. Для некоторых видов, особенно издавна культивируемых, таких, как *агава сизалевая* (A. sisalana) и *агава фуркреевидная* (A. fourcroides), установить родину невозможно. Агавы растут в различных аридных растительных формациях. В Мексике — главном центре их развития — они встречаются в зарослях колючих кустарников из ипомеи древовидной (Ipomoea arborescens), бурзеры (Bursera sp.), представителей семейства бобовых. В горных дубово-сосновых и сосновых лесах они часто поднимаются на высоту 2000—3600 м над уровнем моря. На побережье Калифорнийского залива многие виды агавы доминируют в саванновых формациях из фукьерии колончатой (Fouquieria columnaris), фукьерии блестящей (F. splendens), пахицереуса (Pachycereus sp.), юкки и видов рода опунция (Opuntia). Большие заросли *агавы восковой* (A. cerulata) тянутся на несколько километров в центральной части Калифорнийского полуострова.

Близок к агаве род *манфреда* (Manfreda, рис. 61). Около 18 видов этого рода представ-

лены многолетними травянистыми растениями с сильно укороченным и клубневидно утолщенным стеблем. Листья у некоторых видов пестрые и, в отличие от агав, не имеют верхушечной колючки. У *манфреды вирджинской* (M. virginica) — самого северного вида, встречающегося в штате Мэриленд, листья ежегодно отмирают. Цветки манфреды располагаются в пазухе прицветника по одному, а не пучками, как у агавы.

Резко отличаются по внешнему виду от остальных представителей агавовых *полиантес* (Polianthes), близкий к нему род *прохниантес* (Prochnyanthes) с 2—3 видами из пустынь Мексики и монотипный род *псевдобравоя* (Pseudobravoa). Все эти растения — небольшие многолетние травы, стебель которых сильно укорочен и луковицеобразно утолщен. Листья собраны в розетку, большей частью они узкие и тонкие. Наибольший интерес представляет полиантес (в переводе с греческого — беловатый цветок) и особенно *полиантес клубневый* (P. tuberosa), известный в садоводстве под названием *тубероза*. Белые душистые цветки туберозы содержат эфирные масла, используемые в парфюмерной промышленности. Тубероза известна и как прекрасное декоративное растение, цветущее поздним летом и осенью.

Агавовые имеют большое практическое значение прежде всего как волокнистые растения. Мировую известность завоевала агава сизалевая, с давних времен культивируемая во многих странах. Ее прочное волокно, называемое «сизаль» или «пита», идет на изготовление веревок, канатов, рыболовных сетей и лассо. Агаву сизалевую разводят главным образом на Багамских островах, в Вест-Индии, Бразилии и Танзании ($^1/_3$ мирового производства). Плантации сизаля используют в течение 12—15 лет, ежегодно обрезая по 7—9 листьев с каждого растения. Второй важной промышленной культурой является *агава кантала* (A. cantala), которую разводят преимущественно на Яве, Филиппинских островах и в восточной части Индии. Агава фуркреевидная дает волокно «хенекен» («энекен») или «юкатанский сизаль». На плантациях энекена каждое растение используется в течение 18 лет. Главный центр ее производства — Мексика, Куба, полуостров Юкатан. Белое волокно энекена идет на изготовление бумаги, веревок, тарной ткани. Известны также *агава складчатая* (A. falcata), из которой получают волокно «эспадин», *агава жесткая* (A. rigida), дающая волокно «кенжут». На острове Св. Елены и острове Маврикия широко культивируется *фуркрея вонючая* (F. foetida), или «маврикийская конопля», а на Кубе — *фуркрея шестилепестная* (F. hexapetala), или «кубинская конопля». Трудно переоценить значение агав в жизни индейцев.



Рис. 62. Агавовые.

Г е с п е р а л о э   м е л к о ц в е т к о в о е (Hesperaloe parviflora): *1* — общий вид; *2* — лист; *3* — цветок; *4*, *5* — тычинка; *6* — гинецей. П р о х н и а н т е с   Б а л л а (Prochnyanthes bulliana): *7* — общий вид; *8* — цветок с удаленным столбиком и частью околоцветника; *9* — гинецей. П о л и а н т е с   д у р а н г и й с к и й (Polianthes durangensis): *10* — цветки. П о л и а н т е с   б о л о т н ы й (P. palustris): *11* — цветки.

Они используют в пищу печеную сердцевину ствола и основания листьев, из них же изготовляют муку. Индейцы едят цветки агав в вареном виде или высушивают их и добавляют в маисовые лепешки. Некоторые агавы и манфреды содержат в листьях большое количество сапогенинов, которые применяют для мыловарения. Из *агавы темно-зеленой* (A. atrovirens) и агавы Сальма приготовляют алкогольный напиток пульке. Используют агавы и в качестве живых изгородей и в народной медицине как средство от укусов насекомых и змей. Агава, фуркрея, *бешорнерия* (Beschorneria) снискали себе славу как прекрасные декоративные растения. Их широко разводят в садах, парках и оранжереях во многих странах мира. Особенно известны агава неустрашимая, *агава ярко-красная* (A. coccinea), агава американская и ее культурные разновидности.

СЕМЕЙСТВО ДОРИАНТОВЫЕ (DORYANTHACEAE)

Монотипное семейство дориантовые включает род *дориантес* (Doryanthes), который состоит из 2—3 видов, распространенных в прибрежных районах штатов Новый Южный Уэльс и Квинсленд на востоке Австралии.

Дориантовые — крупные многолетние травы с утолщенным подземным стеблем, коротким вертикальным корневищем и толстыми контрактильными (втягивающими) корнями, которые развивают еще и боковые корни (рис. 63,*4*). В течение сухого сезона корни дориантеса сокращаются и слегка втягивают растение в грунт; у старых особей стебли обычно сидят глубоко в почве. Листья большие, достигающие в длину 1,5—2 м, собраны в большую приземную розетку (иногда содержащую до 100 листьев), интенсивно-зеленые, с ребристой поверхностью, гладкими краями и суживающиеся примерно с середины длины листа к концу. Все листья, включая и кроющие листья соцветия, начинают свое развитие с появления белого, с овальной губчатой верхушкой твердого придатка молодого свернутого в трубку листа. Этот придаток, лишенный хлорофилла, имеет многочисленные устьица. По мере того как лист постепенно вытягивается, развертывается и в нем появляется хлорофилл, придаток высыхает (рис. 63, *3*) и становится коричневым, слегка засыхает также и верхушка листа. Затем засохшие части иногда опадают, оставляя неровный зубчатый край. Австралийский ученый Айвар Ньюман (1929) предполагает, что этот белый придаток, или «наконечник», осуществляет респираторную функцию еще свернутого листа, но экспериментальные доказательства этого пока отсутствуют. Устьица у листьев дориантеса парацитные.

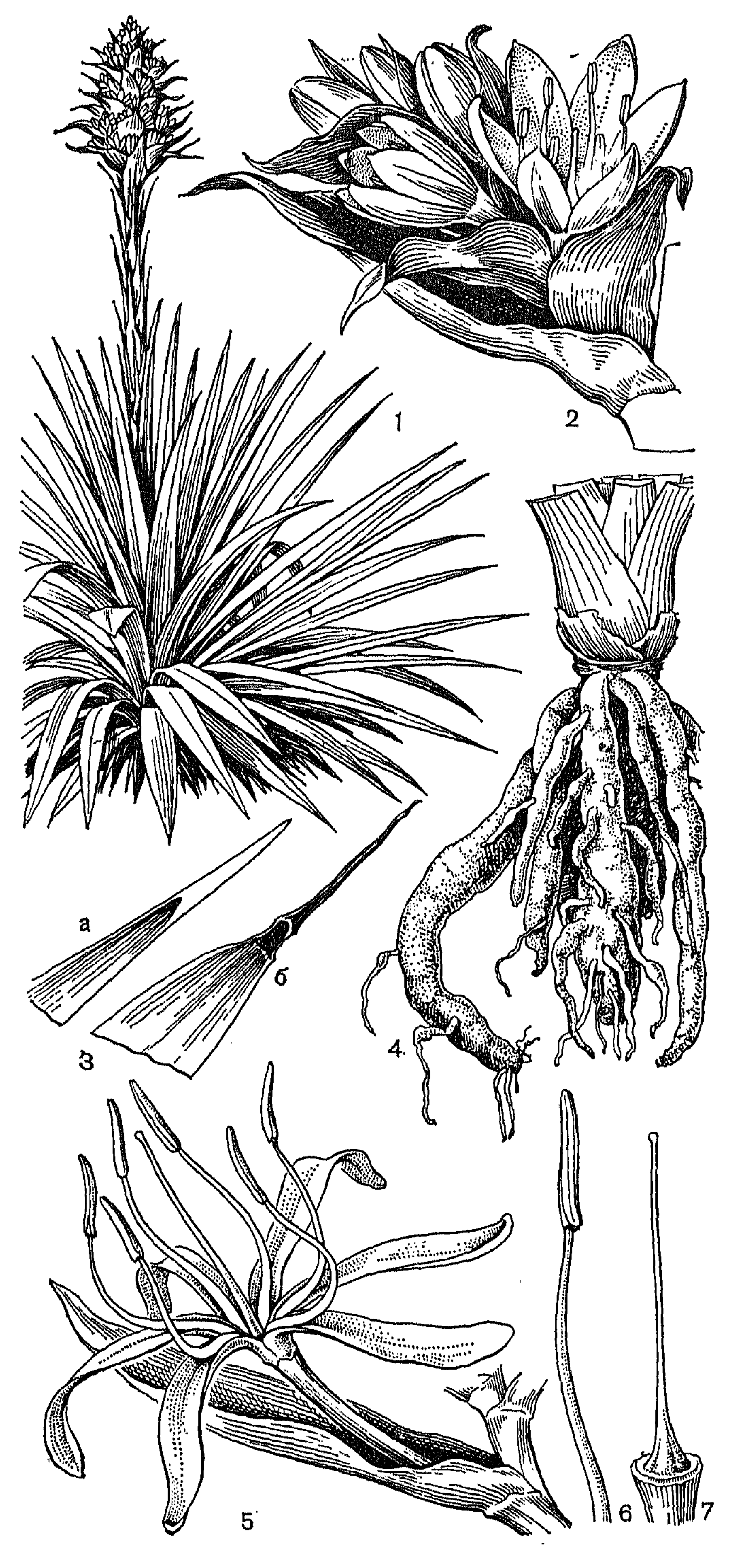


Рис. 63. Дориантовые.

Дориантес Пальмера (Doryanthes palmeri): *1* — общий вид надземной части; *2* — кисть соцветия; *3* — придаток листа (*а* — ранняя стадия, *б* — взрослый лист). Дориантес высокий (D. excelsa): *4* — подземные органы; *5* — цветок; *6* — тычинка; *7* — столбик.

Цветки обоеполые, актиноморфные, собранные в большие головчатые (у *дориантеса высокого* — D. excelsa) или тирсоидные (у *дориантеса Пальмера* — D. palmeri, рис. 63, *1*) соцветия, состоящие из пазушных кистей с укороченной главной осью. Впечатляют размеры как соцветий, так и цветоносов. Например, у наиболее крупных экземпляров дориантеса высокого соцветия, достигающие в диаметре 60 см, подняты мощным цветоносом на высоту до 5,5 м (табл. 18, *8*). Молодое соцветие полностью окружено большими кроющими листьями, которые по мере его развития краснеют и расходятся в стороны. Каждая кисть соцветия расположена в пазухе кроющего листа, а каждый цветок в кисти, в свою очередь, имеет свой прицветник. В соцветиях бывает до 150 цветков, и диапазон возрастов их весьма различен: когда нижние цветки уже завяли и начинают образовываться плоды, верхние только раскрываются. Цветки темно-красные, пурпурные снаружи и розовые или розовато-белые внутри, очень крупные. Околоцветник венчиковидный. Сегментов околоцветника 6, расположенных в 2 круга, сросшихся почти до половины своей длины в трубку и у дориантеса высокого слегка отгибающихся. Тычинок 6, расположены в 2 круга. У дориантеса высокого длинные тонкие тычиночные нити до половины своей длины как бы опираются на сегменты околоцветника, а затем, изогнувшись почти под прямым углом, становятся вертикально, вынося вверх свои очень длинные желтовато-зеленые пыльники (рис. 63, *5*, *6*). У дориантеса Пальмера пыльники менее крупные; сначала они желтые, затем приобретают фиолетовую окраску. Пыльники интрорзные, прикрепленные к нитям основаниями и раскрывающиеся продольной щелью. Пыльцевые зерна однобороздные. Гинецей синкарпный, из 3 плодолистиков; завязь нижняя, с многочисленными (от 120 до 150) анатропными семязачатками; длинный суживающийся к верхушке столбик заканчивается маленьким треугольным рыльцем. В месте срастания обоих кругов сегментов околоцветника основание их расширяется, слегка возвышаясь над завязью, и образует нектарную чашу. Плод дориантеса — крупная деревянистая локулицидная коробочка. Семена светло-коричневые, довольно крупные, эллипсовидной формы, снабженные тонким широким крылом. Семя с крупным зародышем, окруженным эндоспермом.

Интересна история систематического положения рода дориантес. Обычно его помещали в трибу агавовых семейства амариллисовых. В системе Дж. Хатчинсона этот род включен в отдельное семейство агавовых. В 1969 г. немецкий ботаник Г. Хубер выделил дориантес, основываясь, в частности, на анатомии семени, в самостоятельное семейство дориантовые, которое впоследствии было принято Р. Дальгреном (1975, 1980) и А. Л. Тахтаджяном (1980). Действительно, от всех агавовых дориантес отличается очень своеобразной морфологией листьев, парацитными устьицами, пыльниками, прикрепленными к нитям основаниями, симультанным типом образования микроспор и некоторыми другими эмбриологическими особенностями, а также кариотипом. На основании сравнительных серологических исследований В. С. Чупов и Н. Г. Кутявина (1981) пришли к выводу, что род дориантес очень обособлен в пределах порядка лилейных.

Дориантес — обычное растение светлых эвкалиптовых лесов Восточной Австралии. Он растет на песчаных, хорошо дренированных почвах по склонам оврагов, чаще всего обращенных к юго-востоку, иногда встречается и на северных склонах, но, как правило, только в тех случаях, если почва там глинистая. Дориантес — светолюбивое растение, и выросшие в тени особи заметно уступают по размерам розеток и листьев своим более удачливым соседям — обитателям открытых мест. Растут дориантесы обычно большими группами, где границы каждой популяции часто очень отчетливы, так как наряду с половым для дориантеса свойственно и вегетативное размножение.

Цветет дориантес австралийской весной — в октябре—ноябре, и цветение его крупных соцветий продолжается от 2 до 3 месяцев. Наличие в цветке нектара и обильной пыльцы, яркие тона околоцветника указывают на то, что дориантес — биотически опыляемое растение. Есть основания полагать, что у себя на родине он опыляется птицами — медососами и нектарницами (в пользу этого предположения говорит и еще один факт, о котором читатель узнает чуть позже). Не исключено также, что опылителями этого растения могут быть и насекомые. К сожалению, сведений об экологии этого эндемичного рода сравнительно мало.

Плоды дориантеса созревают в январе — феврале. Высвободившиеся из коробочки крылатые семена распространяются анемохорно. Несмотря на то что семена готовы к прорастанию, дориантесы прорастают медленно, и проходит много месяцев, прежде чем растение разовьется, а от начала прорастания семени до цветения более 10 лет. После цветения и созревания плодов растение погибает, другими словами, дориантес — типичный монокарпик.

Дориантес был привезен в Европу в самом начале прошлого века и своим необычайным видом, великолепием красок и форм снискал восхищение и у ботаников, и у садоводов. Его называли одним из чудес растительного царства

еще и потому, что впервые привезенный из Австралии стебель дориантеса, не имея подземных органов, вдруг зацвел. Начиная с 1870 г. и по настоящее время дориантес, особенно дориантес Пальмера, широко культивируется на юге Соединенных Штатов Америки и в Мексике. Растения очень декоративны и их используют в пейзажных и регулярных парках; хорошо смотрится дориантес и в маленьких внутренних двориках — патио. В Америке дориантес привлек внимание не только садоводов, но и маленьких колибри, которые в обмен на обильный нектар взяли на себя роль опылителей этого замечательного растения.

СЕМЕЙСТВО АСФОДЕЛОВЫЕ (ASPHODELACEAE)

Семейство асфоделовых, состоящее из 42 родов и почти 1500 видов, распространено преимущественно в Старом Свете, главным образом в Южной и тропической Африке и Австралии, а также Макаронезии, на Мадагаскаре и Маскаренских островах, в Средиземноморье, Европе (до юга Швеции и Ирландии), Западной, Юго-Западной и Средней Азии, на северо-западе Центральной Азии, Алтае, в Гималаях, Восточной (кроме СССР), Южной и Юго-Восточной Азии, Новой Гвинее, на юге Северной Америки, в Центральной и Южной Америке.

Асфоделовые — преимущественно многолетние травы, реже древовидные и кустарниковидные растения, кустарнички и полукустарники либо очень редко лианы и однолетние травы. Немногим менее половины видов этого семейства являются листовыми суккулентами, из которых наиболее известен род *алоэ* (Aloe, табл. 19, *1*). Травянистые представители асфоделовых имеют горизонтальное, вертикальное или косовосходящее корневище, от которого отходят мясистые придаточные корни, нередко утолщенные (веретеновидные, цилиндрические, клубневидные), служащие, как и корневище, вместилищами запасных питательных веществ. Очень немногие представители асфоделовых (некоторые виды алоэ) имеют луковицу, образованную подземными расширенными мясистыми основаниями листьев. У некоторых южноафриканских видов алоэ эти расширенные основания листьев имеют сочленение с узколинейными ассимилирующими пластинками; в месте сочленения пластинки отделяются и опадают. У одного из видов рода *артроподиум* (Arthropodium) в основании однолетних побегов развиваются небольшие конические клубни.

Листья у большинства травянистых асфоделовых образуют прикорневую розетку или пучок, из середины которых или, чаще, из пазух листьев выходят цветоносы. Облиственные стебли имеют сравнительно немногие представители семейства (например, *асфоделина* — Asphodeline, табл. 19, *5*, табл. 20, *6*, виды *бульбины* — Bulbine, несколько видов алоэ). У древесных видов листовые розетки расположены на верхушках ветвей или стволов. Листья очередные, многорядные, редко двурядные. Они очень разнообразны по форме, консистенции и продолжительности жизни. Нередко листья дифференцированы на пластинку и влагалище, а у листьев австралийского рода *совербеа* (Sowerbaea) имеется и язычок, как у злаков (рис. 75, *9*).

Цветки асфоделовых обычно небольшие по размеру (самые крупные длиной не более 5 см), собраны в простые или сложные кисти, метелки, колосовидные, зонтиковидные и головчатые соцветия, расположенные на верхушке стебля и его ветвей либо на пазушных или центральных цветоносах, достигающих у некоторых растений высоты 1,5—3 м. Очень редко цветки одиночные. На оси соцветия они расположены по одному в пазухе прицветника либо в пазушных пучках (обычно 2-, 6-цветковых); на цветоножках часто имеется сочленение. Цветки чаще всего обоеполые, актиноморфные, реже более или менее зигоморфные. Околоцветник простой, венчиковидный, из 6 расположенных в 2 кругах свободных или в различной степени сросшихся между собой сегментов. Внутренние и наружные сегменты более или менее одинаковые или резко различающиеся, как у родов *тизанотус* (Thysanotus) и *боттионея* (Bottionea), внутренние сегменты которых значительно шире наружных и снабжены по краям бахромкой (рис. 74, *2*). Околоцветник при завядании цветка обычно сохраняется довольно продолжительное время, полностью окружая развивающийся плод или располагаясь на его верхушке в виде шапочки (в родах *гастерия* — Gasteria, бульбина и др., рис. 67, *6*). У растений австралийского рода *ходжсониола* (Hodgsoniola) и близких к нему родов околоцветник при отцветании спирально скручивается. Тычинок обычно 6, свободных или приросших к основаниям сегментов околоцветника, а иногда (австралийский род *борuя* — Borya) к его зеву. В цветках некоторых родов имеется только 3 тычинки, а 3 другие полностью редуцированы или превращены в стаминодии. Нити тычинок обычно длинные и тонкие, но иногда внизу расширенные и сросшиеся между собой и околоцветником (род *джонсония* — Johnsonia). У рода асфоделина расширенные ниже середины нити образуют вокруг завязи колпачок, препятствующий проникновению к нектару мелких ползающих насекомых, неспособных произвести опыление (рис. 67, *8*). У некоторых родов (например, у бульбины) тычиночные нити снабжены бородкой из густых волосков, которые, вероятно, задерживают высыпающуюся из пыльников пыльцу,

препятствуя ее попаданию на рыльце собственного цветка. Пыльники обычно интрорзные, прикрепляются к нити спинкой (и в этом случае они обычно качающиеся) или основанием. Характерной особенностью асфоделовых является наличие у многих представителей в основании или посередине связника пыльника особой ямки или канавки, в которую входит тычиночная нить (рис. 64, *6*). В роде *эхеандия* (Echeandia) пыльники срослись между собой в коническую трубку, окружающую столбик (рис. 72, *6*). У рода ходжсониола трубку образуют удлиненные сросшиеся связники пыльников. Гинецей синкарпный, состоящий из 3 плодолистиков. Столбик обычно нитевидный, с очень маленьким головчатым, дисковидным, редко 3-лопастным рыльцем. Завязь верхняя, 3-гнездная, иногда глубоко лопастная.

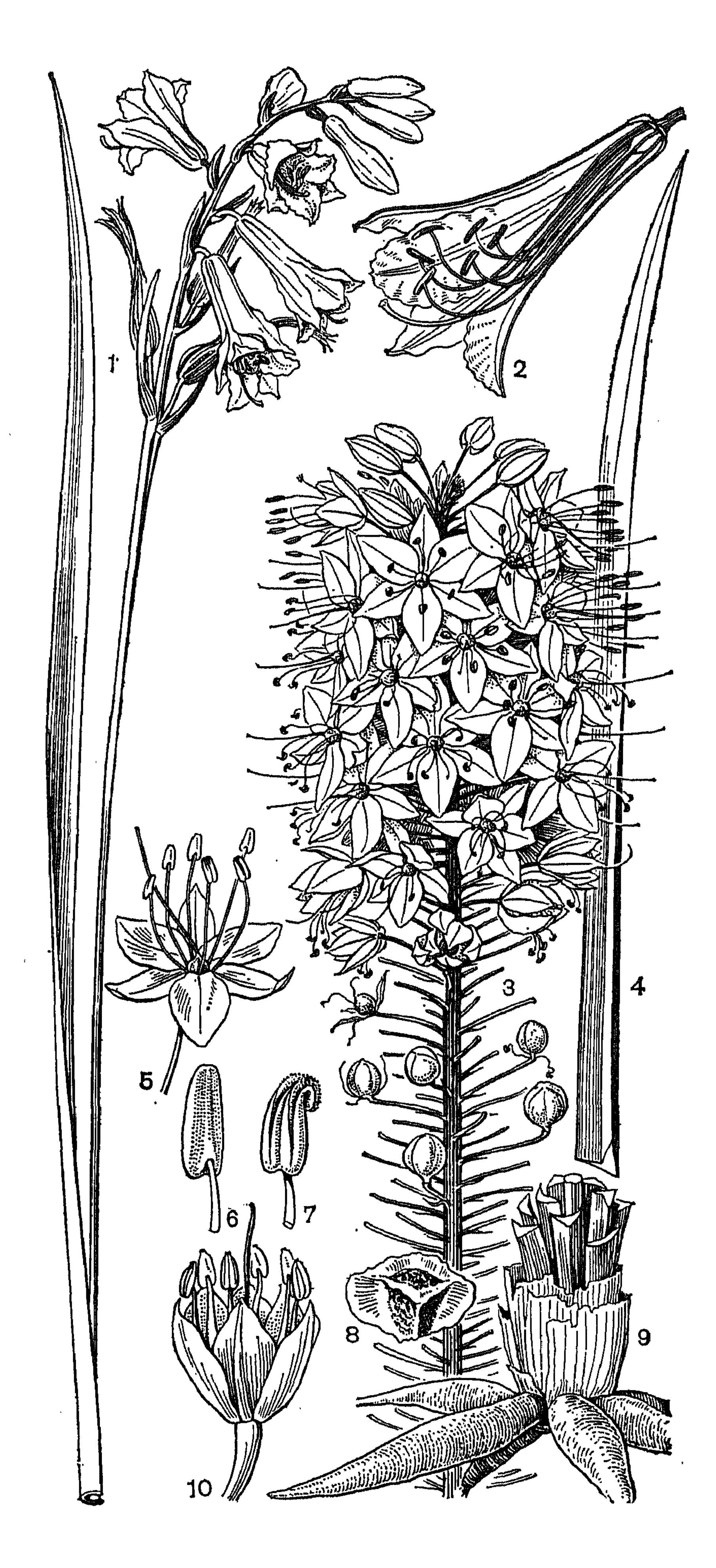


Рис. 64. Асфоделовые.

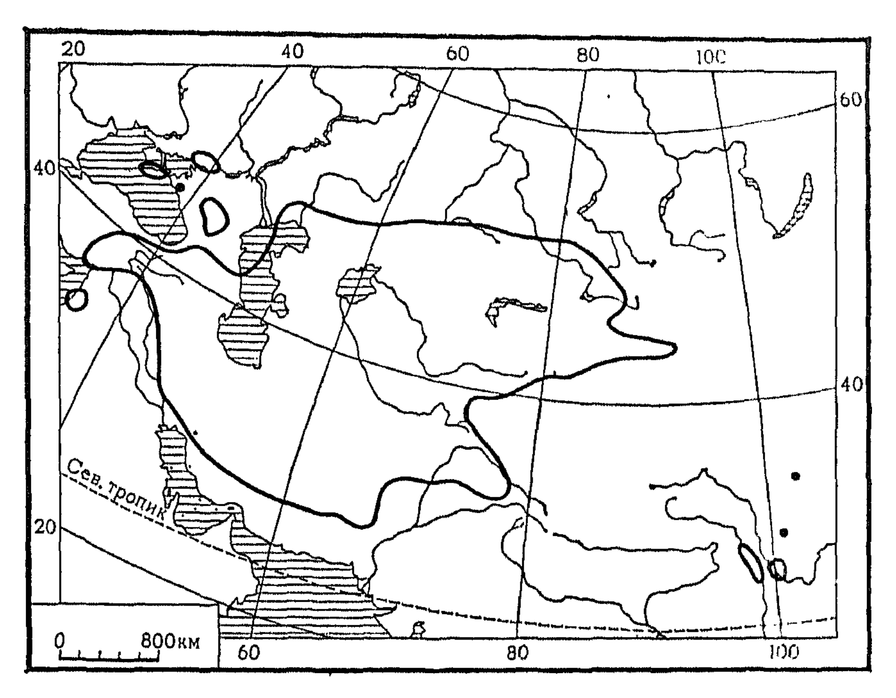
Парадизея лилиевидная (Paradisea liliastrum): *1* — цветонос с соцветием и лист; *2* — продольный разрез цветка. Эремурус Ольги (Eremurus olgae): *3* — верхняя часть соцветия; *4* — лист; *5* — цветок; *6* — тычинка (на связнике видна ямка, в которую входит тычиночная нить); *7* — тычинка с раскрывшимся пыльником; *8* — семя с крыловидным ариллусом; *9* — нижняя часть растения с утолщенными мясистыми корнями. Эремурус бурый (E. fuscus): *10* — цветок.

В перегородках между гнездами завязи у некоторых родов были обнаружены септальные нектарники. Согласно Э. Дауманну (1970), они принадлежат к 3 типам. Нектарники первого типа имеют роды алоэ, гастерия, *хавортия* (Haworthia), *книпхофия* (Kniphofia), *антерикум* (Anthericum), *хлорофитум* (Chlorophytum) и *парадизея* (Paradisea). Эти нектарники крупные (нектарная щель каждого из них занимает почти всю перегородку между гнездами); через тонкий выводной каналец, выходящий у основания столбика, нектар по каплям выделяется на верхнюю поверхность завязи и стекает на дно околоцветника (см. рис. 73, *2*). Видам рода *эремурус* (Eremurus) свойствен второй тип нектарников, представляющий собой редуцированный вариант нектарников алоэ. Они значительно короче последних, а у некоторых видов в одной или двух перегородках часто совсем не развиваются. Третий тип нектарников встречается у родов *асфоделус* (Asphodelus) и асфоделина. Они менее крупные, чем у алоэ, а выводной каналец их выходит не на верхушку завязи, а на ее боковую стенку. Это самый специализированный тип септального нектарника. В каждом гнезде завязи имеется от 2 или нескольких до многочисленных (12—30) ортотропных, гемитропных или анатропных семязачатков.

Плод у большинства асфоделовых — локулицидная коробочка. У австралийского рода *коринотека* (Corynotheca) плод часто орешковидный, невскрывающийся. Из 1—3 односемянных сухих или сочных и также невскрывающихся долей состоит плод растений из рода *трикорина* (Tricoryne). Мадагаскарский род *ломатофиллум* (Lomatophyllum) характеризуют сочные ягодовидные, но вскрывающиеся плоды. Семена имеют довольно крупный зародыш и мясистый или твердый эндосперм.

Семейство асфоделовых объединяет 2 подсемейства: собственно *асфоделовые* (Asphode-

loideae) и *антериковые*, или *венечниковые* (Anthericoideae). Эти два подсемейства различаются между собой по целому ряду признаков, в особенности эмбриологически. Так, подсемейство асфоделовых характеризуется симультанным (одновременным) типом образования микроспор, ортотропными и гемитропными семязачатками, гелобиальным эндоспермом, отсутствием гаусторий у зародышевого мешка и наличием ариллуса у семян (последний признак — одна из характерных особенностей подсемейства асфоделовых). Как указывает Г. А. Комар (1978), из всего семейства лилейных в широком его понимании настоящий ариллус имеется только у представителей подсемейства асфоделовых. Он крыловидный, беловатый, полупрозрачный, не срастающийся с наружным интегументом. У родов трибы *асфоделовых* (Asphodeleae) ариллус окружает семя полностью, а у трибы *алоевых* (Aloeae) — не полностью, обнаруживая некоторые черты редукции. В противоположность подсемейству асфоделовых представителям антериковых свойственны сукцессивный (последовательный) тип образования микроспор, анатропные и очень редко ортотропные (у родов совербея и *лаксманния* — Laxmannia) семязачатки, наличие гаусторий у зародышевого мешка, отсутствие ариллуса (у немногих родов имеется ариллоид — элайосома). Оба подсемейства обнаруживают довольно большие различия также в анатомическом строении листьев. У подсемейства асфоделовых листья унифациальные (т. е. имеющие только одну поверхность), с 2 рядами проводящих пучков. Хотя у большинства их представителей листья имеют как бы две поверхности, верхнюю и нижнюю, но, как показывают анатомические исследования, фактически они являются ложнодорсивентральными или ложнобифациальными. Листья видов подсемейства асфоделовых характеризуются еще и тем, что у них всегда есть водоносная паренхима. Она очень сильно развита у суккулентных родов и в редуцированной форме присутствует у слабо суккулентных и несуккулентных (например, у книпхофии, бульбины, асфоделуса и др.). У представителей подсемейства антериковых листья обычно дорсовентральные с одним рядом проводящих пучков. Исключение составляют только роды трибы *джонсониевых* (Johnsonieae), имеющие унифациальные листья. Водоносная паренхима в листьях антериковых полностью отсутствует. Подсемейства асфоделовых и антериковых различаются также и по характеру подземных органов. Собственно асфоделовые имеют очень короткое, у некоторых родов почти дисковидное (донце) или бочонковидное корневище, от которого отходят большей частью утолщенные мясистые цилинд-



Карта 3. Ареал рода эремурус.

рические или веретеновидные корни. Для представителей подсемейства антериковых более характерно удлиненное горизонтальное или косовосходящее корневище с клубневидно утолщенными у концов корнями. Некоторые ботаники, как Х. Хубер (1969) и Р. Дальгрен (1980), возводят эти подсемейства в ранг самостоятельных семейств. Однако в строении цветка оба подсемейства не обнаруживают существенных различий.

Подсемейство асфоделовых состоит из 11 родов (около 850 видов); 10 из них встречаются в восточном полушарии, а один монотипный род *глифосперма* (Glyphosperma) — в Мексике. Подсемейство объединяет три трибы: асфоделовые, алоевые и *книпхофиевые* (Kniphofieae).

В трибу асфоделовых входят 6 родов, включающих обычно слабо суккулентные или несуккулентные и большей частью не вечнозеленые многолетние или (редко) однолетние травы и полукустарники. Водоносная паренхима присутствует в листьях только в редуцированной форме, и вместилищами воды и запасных питательных веществ являются разнообразно утолщенные мясистые корни. Цветонос у растений этой трибы обычно центральный; околоцветник не мясистый, обычно звездчатый, колесовидный, редко чашевидный или колокольчатый, со свободными или немного сросшимися при основании сегментами. В каждом гнезде завязи находится от многочисленных до 2 семязачатков. Плод — коробочка.

Род эремурус из трибы асфоделовых — характерный представитель ирано-туранской флоры. В роде свыше 60 видов, распространенных на юго-востоке Европы (Крым, юго-восток Украины) и в Азии от Ливана до запада Цент-

ральной Азии (Джунгария), Алтая и северо-западных Гималаев. Изолированно от основного ареала рода произрастает *эремурус китайский* (Eremurus chinensis), немногие местонахождения которого лежат в Юго-Западном Китае. Наиболее богаты видами эремуруса Средняя Азия (45 видов), в особенности Памиро-Алай, и Афганистан (15—20 видов). Большинство видов встречается в горах — от предгорий до субальпийского пояса, но преимущественно в степном поясе и нижней части лесного. Растут они обычно по открытым солнечным склонам. Некоторые виды эремурусов, встречаясь в большом количестве, играют заметную роль в сложении растительного покрова сухих горных склонов.

Эремурусы — многолетние растения с густой приземной розеткой линейных листьев длиной 30—100 см и высоким (до 2 м у *эремуруса мощного* — E. robustus, табл. 20, *7*) центральным простым безлистным цветоносом с длинными, нередко густыми султановидными кистями из белых, розовых, желтых, зеленовато-желтых или оранжевых очень многочисленных цветков. В соцветии, например у *эремуруса Ольги* (E. olgae, рис. 64, *3*), свыше 500 цветков. Околоцветник бывает колесовидный, колокольчатый или чашевидный, со свободными или немного сросшимися у основания сегментами. Корневище эремуруса вертикальное, короткое, имеет форму утолщенного диска, бочонка или усеченного конуса. От него радиально отходят веерообразно расположенные мясистые, часто утолщенные веретеновидные, иногда цилиндрические, редко шнуровидные корни.

Эремурусы цветут с апреля до середины лета. Раскрывание цветков в соцветии происходит снизу вверх. Зона цветения постепенно передвигается к верхушке, а в нижней части соцветия уже зреют плоды. Биология цветения эремурусов весьма своеобразна. Еще Ф. Хильдебранд (1881) отметил необычное явление при цветении *эремуруса замечательного* (E. spectabilis). Вскрывание пыльников и опыление рыльца у этого вида происходило только в том случае, если первоначально широко раскрытые цветки закрывались. Эту особенность ученый назвал сенсационным исключением из правил. Известные русские ботаники Б. А. Федченко (1899) и его мать, монограф рода эремурус О. А. Федченко (1909), описавшие движения сегментов околоцветника, тычинок и столбика в процессе цветения эремуруса замечательного, эремуруса Ольги (названного в честь О. А. Федченко) и эремуруса мощного, обратили внимание на тот факт, что у первого вида насекомые посещают только цветки с завернутыми внутрь лепестками, в то время как у двух других они садятся и на раскрытые цветки. Разное поведение насекомых связано с тем, что у первого вида пыльники вскрываются только после закрывания цветков, а у остальных — вскоре после их раскрывания. Как показали исследователи У. Даммер (1888), П. Кнут (1904), А. П. Хохряков и М. Т. Мазуренко (1969) и др., цветки эремуруса замечательного и других видов этого рода являются протандричными.

Э. Дауманн (1968) очень детально исследовал процесс цветения у эремуруса замечательного и *эремуруса гималайского* (E. himalaicus). Весь процесс цветения этих растений (от раскрывания цветков до их увядания) длится около 60 ч. В течение этого периода у обоих видов наблюдаются 4 основные фазы цветения, продолжительность которых и характер протекания различны (рис. 65). Первую фазу, во время которой в раскрывшихся цветках не функционируют ни тычинки, ни рыльце и не происходит выделения нектара, называют бесполой. У эремуруса замечательного она длится 25 ч. Примерно за 5 ч до наступления следующей, мужской фазы сегменты околоцветника, прежде почти горизонтально отклоненные, поднимаются, их верхушки буреют и заворачиваются внутрь цветка, который таким образом оказывается почти закрытым. Из него высовываются тычинки и столбик. В эту вторую фазу, протекающую 9 ч, тычинки расположены косо вверх, нити удлинены, пыльники вскрыты, а столбик, тоже удлинившийся, отогнут вниз; начинается слабое выделение нектара. Третья фаза цветения — обоеполая. В течение 16 ч функционируют и пыльники, и достигшее зрелости рыльце; усиливается секреция нектара. Но самоопыления цветков, по-видимому, не происходит, так как выпрямившийся и удлинившийся столбик заметно превышает тычинки. Наконец, в четвертую, женскую фазу в течение 11 ч функционирует только рыльце, столбик остается в прежнем положении, тычинки засыхают и опускаются вниз; выделение нектара в начале этой фазы достигает максимума. У эремуруса гималайского первая фаза продолжается только 4 ч, а следующая (вскрывание пыльников) наступает вскоре после раскрывания цветка и длится 20 ч. В течение первой и второй фаз столбик отогнут вниз, а околоцветник раскрыт. В третьей, обоеполой фазе цветения (24 ч) сегменты околоцветника поднимаются, образуя широкий колокол, столбик выпрямляется и превышает тычинки. Женская фаза протекает аналогично с таковой у эремуруса замечательного. Эремурусы опыляют медоносная пчела, шмели и мухи-журчалки. Насекомые собирают с них главным образом пыльцу и в значительно меньшей степени нектар, которого у многих эремурусов образуется мало, поскольку их

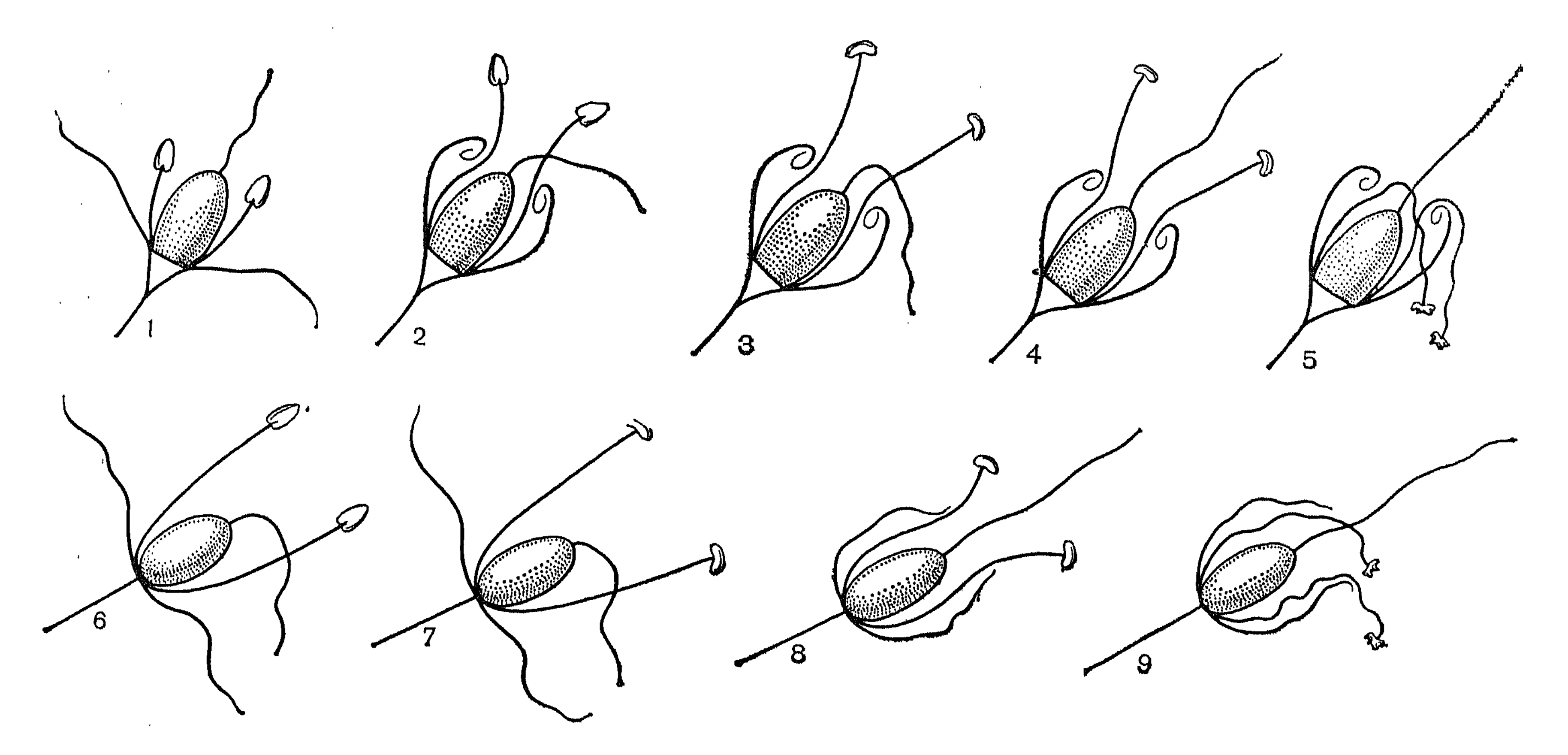


Рис. 65. Схематическое изображение фаз цветения эремурусов.

Эремурус замечательный (Eremurus spectabilis) и эремурус гималайский (E. himalaicus): *1, 6* — бесполая фаза; *2, 3, 7* — мужская фаза; *4, 8* — обоеполая фаза; *5, 9* — женская фаза.

септальные нектарники находятся в рудиментарном состоянии.

Эремурусы, как и другие представители асфоделовых, являются растениями-баллистами. Их коробочки всегда ориентированы прямо вверх, а плодоножки направлены косо вверх или горизонтально. При раскачивании цветоноса ветром, животными или человеком крылатые семена высыпаются из коробочек и падают на землю на небольшом расстоянии от материнского растения. Размножаются эремурусы только семенами. Многие виды — необычайно красивые растения. Их разводят как декоративные в районах с умеренно-теплым климатом. Но, как показал опыт культуры эремурусов в Главном ботаническом саду АН СССР в Москве, их можно выращивать и в умеренной зоне. Корни различных эремурусов иногда используют для получения клея. Клеящее вещество представляет собой особый полисахарид эремуран, считающийся ценным заменителем гуммиарабика. Молодые листья и богатые крахмалом корни иногда употребляют в пищу. Многие эремурусы — прекрасные медоносы и перганосы.

Другой род трибы асфоделовых — *асфоделус* (Asphodelus) — объединяет 12 видов, произрастающих на Канарских островах и острове Мадейра, в Средиземноморье, Западной Азии (исключая Кавказ) до Ирана; 5 видов встречаются на юге Европы, от Азорских островов до Балканского полуострова. Асфоделусы обитают на сухих каменистых и песчаных местах, встречаясь от уровня моря до субальпийского пояса. Это многолетние, иногда однолетние или двулетние (*асфоделус дудчатый* — Asphodelus fistulosus, рис. 66, *4*) травы с прикорневой розеткой линейных или полуцилиндрических листьев, с простым или разветвленным центральным цветоносом высотой от нескольких сантиметров, как у североафриканского *асфоделуса бесстебельного* (A. acaulis), до 1—2 м. Корни асфоделусов обычно толстые, веретеновидные или редьковидные. Цветки длиной 5—40 мм, воронковидные или почти колесовидные, белые или бледно-розовые, со свободными или сросшимися только в основании сегментами. Септальные нектарники хорошо развиты и выделяют обильный нектар. Коробочка обычно морщинистая, с 6 семенами. Встречающийся по всему Средиземноморью *асфоделус летний* (A. aestivus) — крупное растение с разветвленным цветоносом высотой до 2 м и рыхловатыми кистями белых цветков. Он растет вблизи морских побережий по пескам, сухим травянистым и каменистым склонам и осыпям, образуя местами большие заросли. Асфоделус летний применяют в народной медицине со времен Гиппократа, Теофраста и Диоскорида. Толстые корни иногда используют для получения клея и окрашивания шерсти в желтый и желто-коричневые цвета. *Асфоделус белый* (A. albus), имеющий простой с густой кистью цветонос высотой 30—100 (150) см, очень похож внешне на некоторые ви-

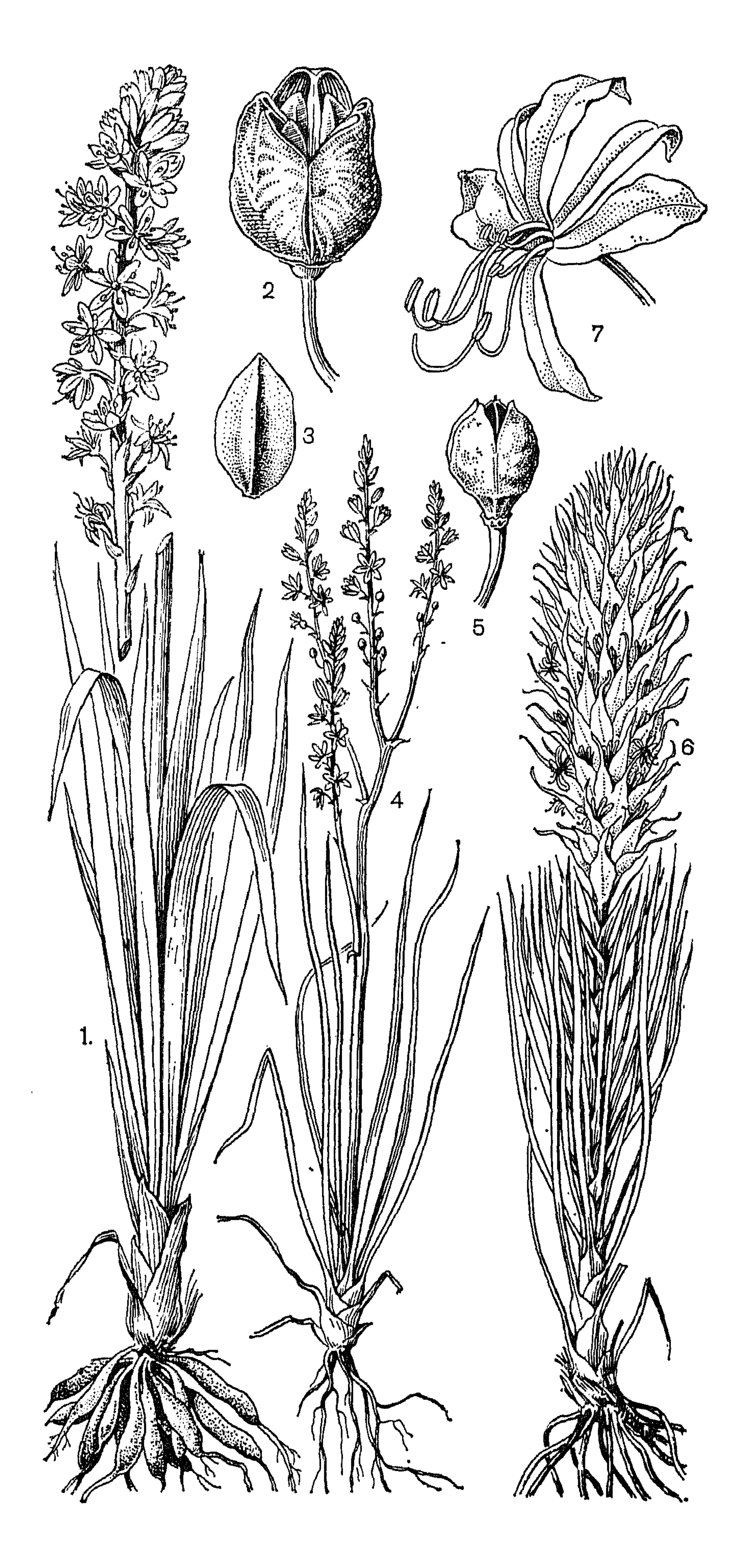


Рис. 66. Асфоделовые.

Асфоделус белый (Asphodelus albus): *1* — общий вид; *2* — коробочка; *3* — семя с крыловидным ариллусом. Асфоделус дудчатый (A. fistulosus): *4* — общий вид; *5* — коробочка. Асфоделина крымская (Asphodeline taurica): *6* — общий вид; *7* — цветок.

ды эремуруса (рис. 66, *1*). Он растет в Южной, отчасти Средней и Атлантической Европе на горных лугах, в разреженных лесах и верещатниках. Асфоделус белый разводят как декоративное растение. По всему ареалу рода распространен асфоделус дудчатый — небольшое растение, имеющее узкие полуцилиндрические листья и полый, почти от основания разветвленный цветонос высотой 15—70 см с рыхлыми кистями мелких цветков (рис. 66, *4*). Он растет по сухим песчаным и каменистым местам, краям дорог, в посевах. Листья его иногда употребляют в пищу.

К асфоделусу относительно близок род асфоделина, в котором 15—16 видов, распространенных в Восточном Средиземноморье, Крыму и Западной Азии (Кавказ, Малая Азия, Иран). Асфоделины растут в горах и на равнине по сухим каменистым и щебнистым местам, степным склонам, светлым сухим лесам и кустарникам, скалам. *Асфоделина крымская* (Asphodeline taurica), встречающаяся на Балканском полуострове, в Крыму и на Северном Кавказе, иногда образует асфоделиновые степи. У асфоделины, в отличие от большинства представителей семейства, высоко (до половины или до самого соцветия) и густо облиственный стебель, иногда ветвистый (как у однолетней кавказской *асфоделины древовидной* — A. dendroides). Листья имеют узколинейные или линейно-шиловидные пластинки, верхушки которых располагаются на одном уровне, и пленчатые влагалища. Соцветие этого растения кистевидное, от очень густого до рыхлого, обычно образованное многочисленными пучками из 3—5 цветков. Своеобразно выглядят молодые соцветия асфоделины крымской. Они крупные, густые и толстые, как початки, и сплошь серебристо-белые от крупных, пленчатых, полупрозрачных, значительно превышающих бутоны прицветников. Цветки асфоделины белые или желтые, почти колесовидные или воронковидные. Тычинки неравные (внутренние длиннее наружных). Основания тычиночных нитей расширены и плотным колпачком окружают завязь, благодаря чему обильно выделяющийся нектар оказывается недоступным для мелких ползающих насекомых, которые не могут участвовать в опылении. Зацветание асфоделины начинается в нижней части соцветия, причем в каждом его пучке распускается сначала только один цветок. Зона цветения постепенно передвигается вверх, и, когда она доходит примерно до середины, в нижней части соцветия появляется вторая зона цветения, что связано с раскрыванием следующих цветков в пучках.

У полностью раскрывшихся цветков асфоделины крымской и *асфоделины желтой* (A. lutea, табл. 20, *6*) сегменты околоцветника располо-

жены зигоморфно: один, наружный сегмент обращен вниз, а пять остальных, сближенных между собой сегментов обращены вверх. Вскрывание пыльников происходит вскоре после распускания цветка. Опылителями асфоделины крымской являются пчелы и шмели. У кавказского вида *асфоделины тонкой* (A. tenuior, табл. 19, *5*) раскрывание цветков происходит к 5—6 ч вечера, а утром следующего дня все раскрывшиеся накануне цветки находятся в увядшем состоянии. Вечернее распускание цветков, несомненно, связано с опылением их ночными или сумеречными насекомыми. *Асфоделина либурнская* (A. liburnica), распространенная в Средиземноморье от Италии до Турции, опыляется сумеречными бабочками-бражниками. Асфоделины — хорошие медоносы. Некоторые виды, например асфоделину желтую, разводят как декоративное растение.

Родом бульбина мы завершим обзор трибы асфоделовых. К этому роду принадлежат около 55 видов, распространенных в Южной Африке и отчасти тропической Африке (4 вида) и Австралии (3 вида). Это многолетние травы с облиственным стеблем или чаще с прикорневой розеткой листьев и простым цветоносом (табл. 20, *2*) или, реже, сильно ветвистые полукустарники. Листья этих растений более или менее суккулентные, полуцилиндрические, линейные или ланцетные, нередко с влагалищами. Цветки мелкие, обычно ярко-желтые, редко белые, собранные в цилиндрическую или щитковидную многоцветковую кисть. Сегменты околоцветника свободные, расположены звездчато или отогнуты вниз. Тычиночные нити снабжены длинными густыми и пушистыми, расположенными немного ниже пыльников волосками, придающими цветкам декоративный вид (рис. 67, *2—5*). Полагают, что эти волоски служат приспособлением против самоопыления, так как они задерживают высыпающуюся пыльцу из пыльников. Тычинки у бульбин обычно одинаковые, но у австралийской *бульбины полубородчатой* (Bulbine semibarbata) тычинки внутреннего круга длиннее тычинок наружного круга, которые к тому же лишены волосков (рис. 67). Некоторые виды бульбин разводят как декоративные.

В трибу алоевых входят 4 рода и более 600 видов, подавляющее большинство которых является суккулентными ксерофитами, свойственными преимущественно аридным областям Южной и тропической Африки и Мадагаскара. Эти растения имеют толстые, мясистые, сочные, обычно вечнозеленые листья, почти целиком состоящие из бесцветной водоносной паренхимы, расположенной за узкой полосой хлоренхимной ассимилирующей ткани. Водоносная паренхима несет не только водозапасающую

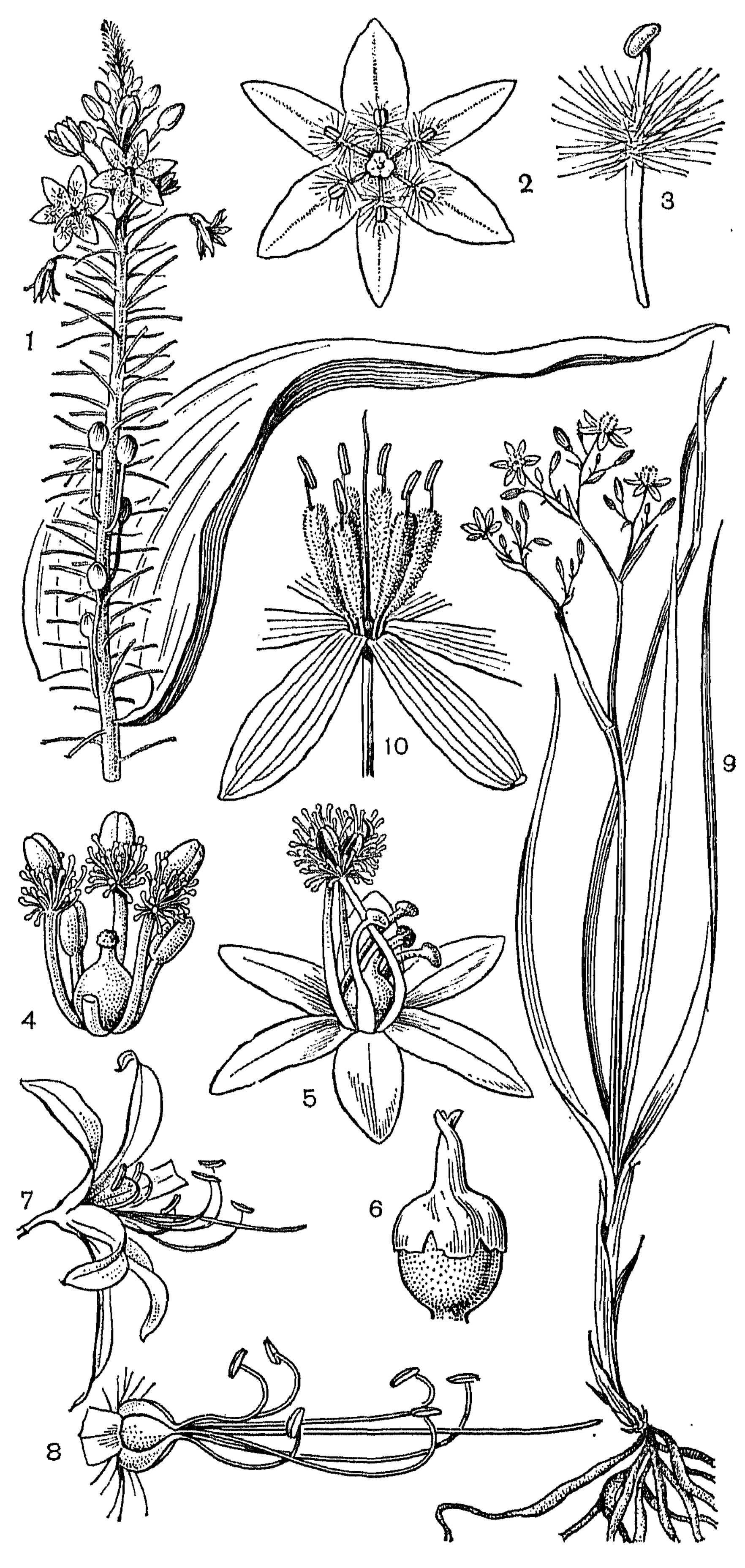


Рис. 67. Асфоделовые.

Бульбина широколистная (Bulbine latifolia): *1* — верхняя часть соцветия и лист; *2* — цветок; *3* — тычинка с волосками. Бульбина полубородчатая (B. semibarbata): *4* — положение тычинок и столбика в бутоне (околоцветник и одна тычинка удалены); *5* — положение тычинок и столбика в раскрывшемся цветке; *6* — плод с остатком («шапочкой») околоцветника. Асфоделина тонкая (Asphodeline tenuior): *7* — цветок; *8* — цветок (околоцветник удален), видны расширенные основания тычиночных нитей, плотным колпачком окружающие завязь. Симетис плосколистный (Simethis planifolia): *9* — общий вид; *10* — цветок.

функцию, но является и вместилищем запасных питательных веществ. Листья часто имеют толстую кутикулу и глубоко погруженные тетрацитные устьица. Триба включает многолетние травы, а также большое число древовидных и кустарниковидных форм, стволы и ветви которых имеют вторичный рост однодольного типа. Околоцветник у алоевых сочный, мясистый, обычно трубчатый, редко колокольчатый, иногда со звездчатым либо завернутым наружу отгибом; сегменты его свободные или, чаще, более или менее сросшиеся. Завязь с многочисленными ортотропными или гемитропными семязачатками в каждом гнезде. Плод — локулицидная коробочка и только у мадагаскарского рода *ломатофиллум* (Lomatophyllum) он сочный и ягодовидный, но все же раскрывающийся. Семена обычно плоские и крылатые.

Самым крупным и широко известным родом трибы алоевых является род *алоэ* (Aloe, табл. 19, *1*). В нем около 350 видов, произрастающих в Южной и тропической Африке, на острове Мадагаскар, Аравийском полуострове, а также на острове Сокотра и в Макаронезии. Наиболее богаты видами алоэ Капская область и Трансвааль, а в тропической Африке — Эфиопия и Сомали. Виды алоэ произрастают преимущественно в областях с жарким и крайне сухим климатом, где встречаются от приморской полосы до высоты 2500 м над уровнем моря. В некоторых местах, например на севере плоскогорья Намакваленд в Юго-Западной Африке и в пустыне Намиб, своеобразные суккулентные пустыни и полупустыни образованы алоэ. Многие виды алоэ встречаются в саваннах по песчаным и каменистым местам, нередко среди крупных камней. Очень часто алоэ являются ландшафтными растениями.

Алоэ — очень разнообразные по своему внешнему облику растения. Преобладают среди них многолетние травы, хотя нередко встречаются также древовидные и кустарниковидные формы, иногда и лианы. Листья этих растений обычно суккулентные, толстые, мясистые, очень сочные, редко слабо суккулентные или кожистые и жесткие. Они образуют прикорневые или верхушечные (у древесных форм) розетки, в которых располагаются по спирали или иногда двурядно. Отчетливую спираль образуют короткие дельтовидные листья южноафриканского *алоэ многолистного* (A. polyphylla), широко известного под названием *спирального алоэ*. У сравнительно немногих видов листья располагаются как на верхушке, так и по всей длине побега. По форме листья бывают ланцетными, линейно-ланцетными, мечевидными, дельтовидными, реже линейными. Края листьев обычно снабжены крепкими шиповидными зубцами. У некоторых видов обе поверхности листьев усажены твердыми колючками. В пазухах листьев образуются простые или разветвленные, иногда очень высокие (до 2—3 м) цветоносы. Очень редко цветоносы бывают центральные, развивающиеся из верхушечной почки. Цветки у алоэ обычно крупные (длиной 3,5—5 см и диаметром около 1 см), красные, оранжевые, желтые или редко белые. Они собраны в кисти, метельчатые или колосовидные соцветия. Кисти варьируют от удлиненных (до 1 м) до сильно укороченных — щитковидных и почти головчатых. У некоторых видов кисти односторонние. Их оси расположены почти горизонтально, а цветки обращены в одну сторону — прямо или косо вверх (рис. 68, 69). Околоцветник сочный, мясистый, обычно трубчатый, иногда колокольчатый, цилиндрический или слегка трехгранный, прямой или несколько изогнутый, внизу нередко почти шаровидно расширенный, обычно актиноморфный, очень редко двугубый. Сегменты околоцветника свободные или (чаще) в разной степени сросшиеся; свободные их части прямые или более или менее сильно изогнуты наружу и имеют более бледную окраску, чем трубка околоцветника, обычно зеленоватую. Тычинок 6, равных или неравных по длине, с линейными или продолговатыми пыльниками, прикрепляющимися к нити основанием. В раскрытых цветках тычинки сближены все вместе, примыкая, как и столбик, к стороне околоцветника, обращенной к оси соцветия. Плоды у алоэ большей частью почти цилиндрические, кожистые или деревянистые, с многочисленными неправильно 3-гранными или уплощенными семенами, окруженными беловатым полупрозрачным крыловидным ариллусом.

Цветки алоэ очень богаты нектаром, вытекающим у основания столбика из септальных нектарников и заполняющим нижнюю часть околоцветника. Яркая окраска цветков и изобилие нектара привлекают разных опылителей. По данным С. Фогеля (1954), большинство видов алоэ являются орнитофильными. *Алоэ неустрашимое* (A. ferox), например, опыляют небольшие птицы-нектарницы. Они садятся на его соцветие ниже цветка, из которого пьют нектар, погружая клюв в околоцветник, или на ближайший к соцветию лист (рис. 69, *7—8*). Нектарницы опыляют и другие виды алоэ, в частности, алоэ многолистное, *алоэ дихотомическое* (A. dichotoma). Последний вид посещают и пчелы, которые опыляют также *алоэ белоцветковое* (A. albiflora) и, по-видимому, многие другие виды. *Алоэ наименьшее* (A. minima) опыляют дневные бабочки, а *алоэ Сюзанны* (A. suzannae) — ночные. Цветки алоэ протандричны. Вначале из распустившегося цветка показываются тычинки с уже вскрывшимися пыльниками, несущими обильную комковатую

(не сыпучую) пыльцу. Вскоре выставляется и столбик с маленьким головчатым рыльцем, которое располагается на одном уровне с пыльниками или незначительно выше или ниже их. При таком расположении тычинок и столбика не исключено попадание пыльцы на рыльце того же цветка. Но, по-видимому, вначале своей экспозиции рыльце еще не зрелое и не способно воспринять пыльцу. Позже, вероятно, происходит совпадение мужской и женской фаз цветения, и в это время возможно самоопыление, которое происходит, по-видимому, в ограниченных пределах из-за наличия комковатой пыльцы. Спустя некоторое время после одновременной экспозиции тычинок и столбика можно наблюдать, что из цветка высовывается лишь один, несколько удлинившийся столбик. Если цветок в этой стадии цветения вскрыть, то можно увидеть, что тычинки находятся внутри околоцветника. Произошло же это потому, что их первоначально прямые нити зигзагообразно извились, в результате чего длина их сократилась и тычинки оказались втянутыми в околоцветник (рис. 68, *5*). Оставшись один, столбик может теперь опылиться только пыльцой с другого растения или с другого цветка своего растения.

Виды алоэ, подобно большинству представителей семейства асфоделовых, являются растениями-баллистами. При раскачивании цветоноса ветром или животными семена из раскрывшихся плодов высыпаются на землю неподалеку от материнского растения. Крыловидный ариллус придает семенам некоторую летучесть и способствует их лучшему рассеиванию. Семенное возобновление является единственным способом размножения у большинства алоэ. Но некоторые виды, например *алоэ настоящее* (A. vera) и *алоэ пестрое* (A. variegata), размножаются также и вегетативно посредством подземных столонов, которые, выходя на поверхность земли, развивают молодые розетки. Мадагаскарское *алоэ луковичконосное* (A. bulbillifera) является живородящим. В его соцветии, в пазухах нижних прицветников вместо цветков развиваются луковички, которые, падая на землю, при благоприятных условиях могут дать начало новым растениям.

Познакомимся теперь с некоторыми наиболее интересными видами алоэ. Начнем с древовидных его представителей. Одни из них, например алоэ дихотомическое, имеют разветвленный ствол и достигают в высоту 9—18 м. Эти алоэ отличаются от настоящих деревьев тем, что вторичное утолщение у них (как и у всех древовидных однодольных) происходит за счет деятельности клеток меристематической зоны, расположенной по периферии ствола, а не за счет камбия, как у двудольных. Самым крупным и высоким из всех древовидных алоэ является *алоэ*

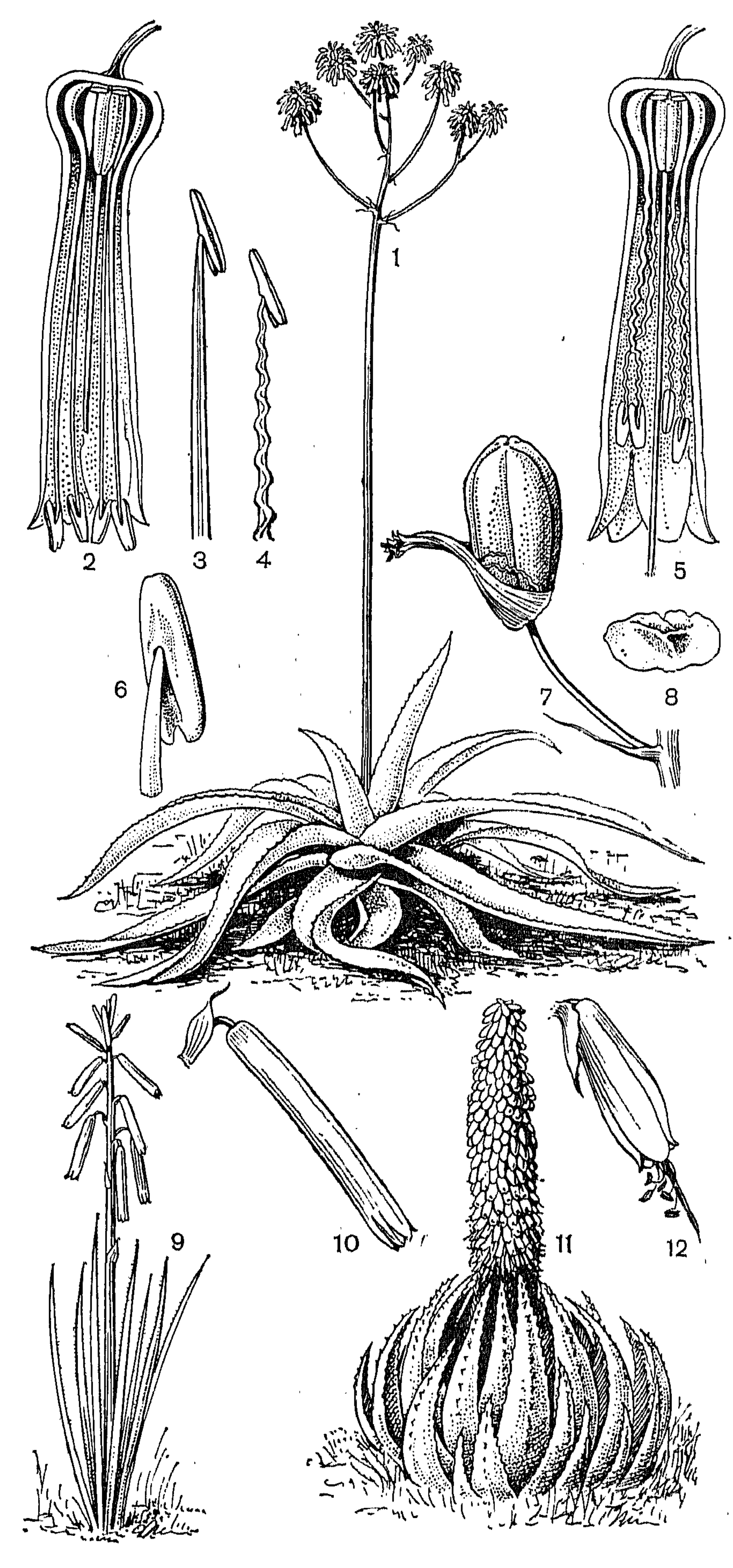


Рис. 68. Виды алоэ.

Алоэ Дукера (Aloe duckeri): *1* — общий вид; *2* — продольный разрез цветка в мужской фазе цветения; *3* — тычинка с прямой тычиночной нитью; *4* — тычинка с извитой тычиночной нитью; *5* — продольный разрез цветка в женской фазе цветения (тычинки втянуты в околоцветник); *6* — тычинка (на связнике видна канавка, в которую входит тычиночная нить); *7* — плод с остатком околоцветника; *8* — семя с крыловидным ариллусом. Алоэ книпхофиевидное (A. kniphofioides): *9* — общий вид; *10* — цветок. Алоэ Пеглер (A. peglerae): *11* — общий вид; *12* — цветок.

Байнеса (A. bainesii), растущее в Капской области и в Юго-Восточной Африке в густых кустарниковых зарослях и невысоких лесах по склонам гор и холмов. Это довольно стройное развесистое древовидное растение высотой 10—18 м, с гладким стволом диаметром 1—2 (3) м несет на верхушках ветвей розетки длинных (60—90 см) темно-зеленых изогнутых листьев и плотные кисти розовых цветков. Алоэ Байнеса очень декоративно, и его часто выращивают в садах и парках Африки. В пустынных районах Капской области и Юго-Западной Африки, лишенных какой-либо иной древесной растительности, по каменистым склонам и вершинам холмов среди крупных камней растет алоэ дихотомическое — растение очень своеобразного, причудливого облика. Оно высотой 6—9 м (ствол диаметром около 1 м), сильно дихотомически разветвленное, с почти вертикальными довольно длинными беловато-серыми голыми ветвями, увенчанными розетками очень толстых листьев и метелками из нескольких густых лимонно-желтых кистей. Цветки алоэ дихотомического опыляют птицы-нектарницы и несметное количество пчел. Цветущее алоэ привлекает также и павианов, которые разрывают кисти цветков, высасывая из них нектар. Местные жители (бушмены и готтентоты) использовали в прошлом выдолбленные ветви алоэ дихотомического, как колчаны для стрел. Поэтому его называют еще *колчанным деревом.*

На алоэ дихотомическое очень похоже внешне *алоэ Пиланса* (A. pillansii), но оно более высокое (до 10 м) и стройное, обычно менее разветвленное (рис. 69, *6*). Алоэ Пиланса растет также в Южной Африке, пустыне Намиб и в аридных районах плоскогорья Намакваленд — на плоских каменистых вершинах невысоких холмов. Уникальная среди алоэ особенность этого вида состоит в том, что его цветоносы, несущие до 50 кистей лимонно-желтых цветков, выходят из пазух самых нижних (а не верхних) листьев розетки. Сам цветонос при этом свешивается вниз, а его боковые ветви с кистями изогнуты кверху. Ветвистые древовидные алоэ встречаются также в тропической Африке (Сомали) и на юге Аравийского полуострова. В Южной Африке по каменистым склонам гор встречается *алоэ складчатое* (A. plicatilis)—невысокое, слабо дихотомически разветвленное деревце или кустарник, с гладкими ветвями и двурядно расположенными необычными для алоэ листьями. Они узкоэллиптические, плоские, утолщенные, кожистые, с совершенно гладкими краями и округлой верхушкой. Увядшие его листья быстро опадают, оставляя слабый рубец. Одним из самых широко распространенных видов алоэ является *алоэ древовидное* (A. arborescens), хорошо известное читателю по комнатной куль-

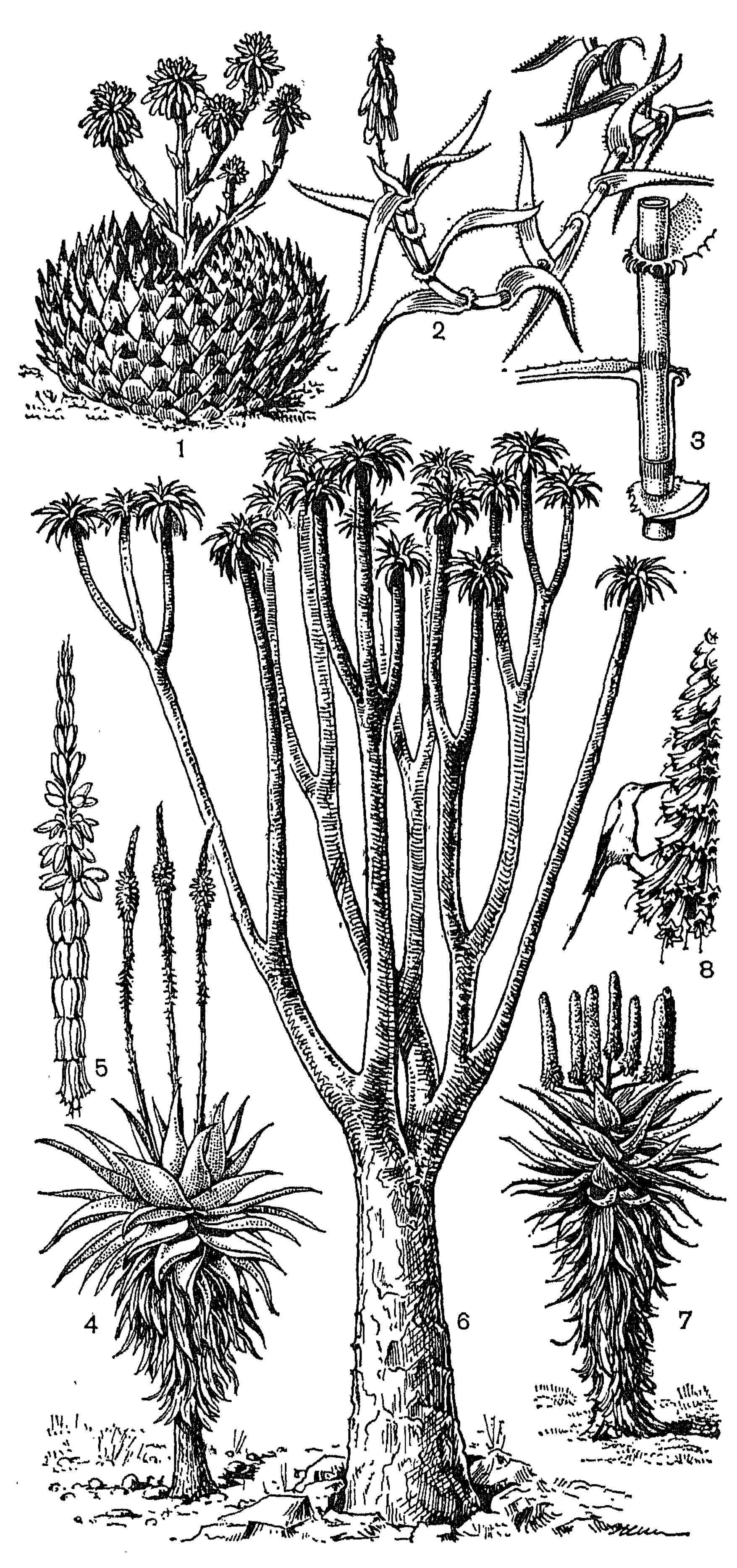


Рис. 69. Виды алоэ.

Алоэ многолистное (Aloe polyphylla): *1* — общий вид. Алоэ ресничтчатое (A. ciliaris): *2* — ветвь с соцветием; *3* — часть стебля с двумя влагалищами листьев (нижнее — в продольном разрезе) и основаниями листовых пластинок (по краю верхнего влагалища видны реснички). Алоэ хохолковое (A. comosa): *4* — общий вид; *5* — часть соцветия, раскрывшиеся цветки и молодые бутоны прижаты к его оси, а цветки, находящиеся между ними, отклонены от оси, образуя как бы хохолок. Алоэ Пиланса (A. pillansii): *6* — общий вид. Алоэ неустрашимое (A. ferox): *7* — общий вид (ствол скрыт за увядшими листьями); *8* — часть соцветия с сидящей на нем нектарницей, пьющей из цветков нектар.

туре. В комнатных условиях (в умеренном климате) это алоэ цветет крайне редко и именно с этой его особенностью связано его народное название — *столетник* (как якобы цветущее один раз в сто лет). Но на своей родине, в засушливых районах Южной и тропической Африки, алоэ древовидное цветет ежегодно, образуя довольно длинные (до 80 см) цветоносы с густыми коническими кистями алых крупных цветков (длиной 4 см). Алоэ древовидное — низко и сильно ветвящееся деревце высотой 2—3(5) м, со стволом толщиной 30 см или кустарник. Его листья образуют крупные густые розетки диаметром до 80 см (рис. 70, 7). Растет оно на каменистых местах, нередко среди кустарниковой растительности, встречаясь от уровня моря до 1800 м. Алоэ древовидное исключительно декоративно, легко размножается черенками, и поэтому его выращивают чаще других видов этого рода. Как декоративное растение алоэ разводят на его родине, а также в Юго-Западной Европе и Северной Африке, где оно нередко натурализуется. В СССР это растение выращивают как лекарственное на Черноморском побережье Кавказа.

Большую группу древовидных алоэ составляют растения с простым, неветвистым, относительно невысоким (обычно 2—3 м, но иногда до 8 м) стволом, увенчанным крупной розеткой листьев. Такие алоэ похожи на пальмы. Одним из них является алоэ неустрашимое (рис. 69, 7), широко распространенное во многих районах Южной Африки по холмам и равнинам, на каменистых почвах с низким травяным покровом. В Капской области этот вид нередко является ландшафтным растением. Края его листьев, а также обе их поверхности обычно обильно усажены твердыми шиповидными зубцами, за что это алоэ и получило свое видовое название.

Немногие виды алоэ являются кустарниковидными лианами. Из них наиболее известно распространенное в Южной Африке *алоэ реснитчатое* (A. ciliaris) с почти плоскими линейно-ланцетными пластинками листьев, влагалища которых по верхнему краю усажены мягкими белыми ресничками (рис. 69, *2*, *3*). Ветвистый тонкий ствол этого растения высотой до 6 м цепляется (опирается) за растущие рядом деревья и кустарники.

Самую многочисленную группу видов алоэ составляют многолетние травы с прикорневой розеткой листьев, отличающиеся большим разнообразием внешнего облика. Среди них есть совсем небольшие растения, высотой 20—40(50) см, с узколинейными, как у многих злаков, но более или менее суккулентными листьями. Их называют злаковидными алоэ. Таковы, например, *алоэ колючелистное* (A. myriacantha) —

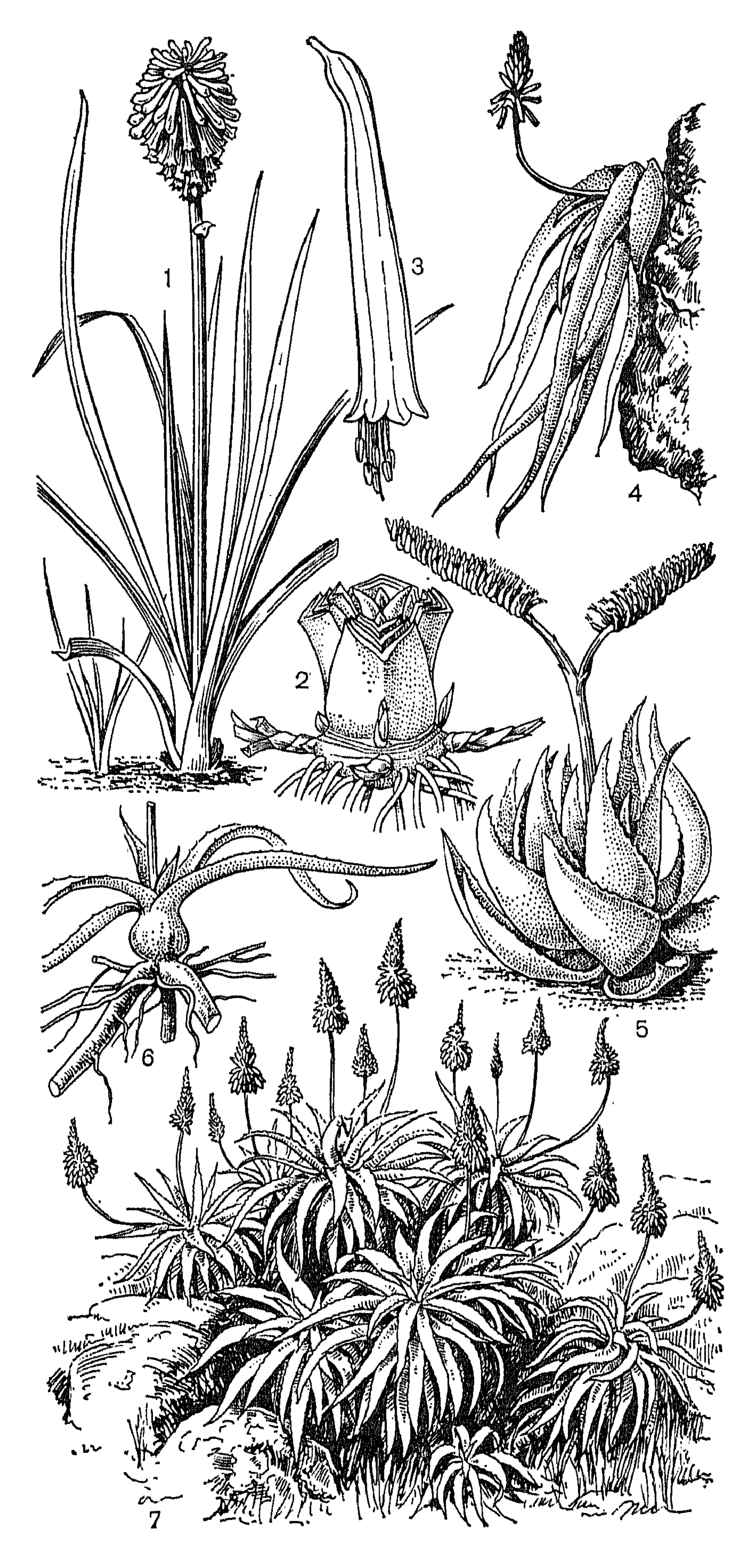


Рис. 70. Асфоделовые.

Книпхофия ягодная (Kniphofia uvaria): *1* — общий вид (слева — розетка нового побега); *2* — основание старого побега с почками возобновления и горизонтальным побегом-столоном; *3* — цветок. Алоэ Мендеса (Aloe mendesii): *4* — общий вид растения, свисающего со скалы. Алоэ гребенчатое (A. ortolopha): *5* — общий вид растения с односторонними кистями. Алоэ Ричардса (A. richardsii): *6* — луковица с отходящими от ее основания утолщенными корнями. Алоэ древовидное (A. arborescens): *7* — общий вид.

один из самых распространенных видов рода, ареал которого охватывает тропическую и Южную Африку, и *алоэ книпхофиевидное* (A. kniphofioides), встречающееся в Южной Африке, имеющее самые крупные (до 5 см) в роде алоэ ярко-красные цветки (рис. 68, *10*). Оба вида растут на каменистых местах, занятых другой низкотравной растительностью, и в нецветущем состоянии их почти невозможно найти. В необычных для алоэ местообитаниях встречается другой злаковидный вид — *алоэ облачное* (A. nubigena). Это растение образует густые дерновины на влажных замшелых выступах скал, в тенистых, богатых перегноем местах, иногда в брызгах водопадов.

Несколько видов алоэ имеют подземную луковицу. Она есть, например, у *алоэ Бутнера* (A. buettneri), имеющего самый большой из всех алоэ ареал. Этот вид встречается почти по всей тропической Африке, в изобилии произрастая по сухим травянистым склонам, в открытых и кустарниковых саваннах и даже в местах, которые в сезон дождей бывают затопленными и растения оказываются наполовину в воде. Луковицы у алоэ Бутнера довольно крупные (диаметром 8—10 см) и служат настоящими запасающими органами; листья не вечнозеленые, как у большинства алоэ; зимой они высыхают и исчезают.

К травянистым многолетникам принадлежит *алоэ настоящее*, более известное под названием *алоэ барбадосское* (A. barbadensis). Это растение образует довольно компактные розетки широколанцетных, сизовато-зеленых, почти прямостоячих листьев и цветонос высотой 60—90 см. Относительно родины алоэ настоящего нет единого мнения. Одни авторы полагают, что этот вид произрастает на островах Канарских и Зеленого Мыса; другие считают областью его естественного произрастания Северо-Восточную Африку, а возможно также и Аравийский полуостров. С давних времен алоэ настоящее культивировали как лекарственное растение по всему Средиземноморью, и во многих районах оно натурализовалось. Испанцами это растение было завезено в Новый Свет, где оно также натурализовалось, особенно широко в Вест-Индии — на острове Барбадос. С этого острова оно в конце XVI в. попало в ботанические сады Англии. В культуре алоэ настоящее распространилось в Индию, Южный Китай и некоторые районы Юго-Восточной Азии. Существует мнение, что алоэ настоящее упоминается в аккадских текстах (2000 лет до н. э.) древней Ассиро-Вавилонии как растение для украшения дверей дома. Древнейший обычай некоторых народов Ближнего Востока — вешать алоэ над входом в дом, особенно новый,— был связан с тем, что растению приписывали магические свойства. Считали, что оно способствует долгой жизни и процветанию обитателей дома и самого дома. Этот обычай сохранялся в Египте до середины XIX в., кое-где он существует и в настоящее время. Висящие на домах растения алоэ могли жить в течение нескольких лет без воды и даже цвести! На аккадском языке (древнейшем из всех известных семитских языков) алоэ настоящее обозначалось si-bu-ru. От него произошло арабское sabr, или saber, что означает «терпение», «выносливость». Этим же словом называют также получаемый из листьев разных видов алоэ (их около 15) сухой сгущенный сок сабур, который с древних времен широко использовали как лекарственное средство. Первые сведения о лечебных достоинствах сухого сока алоэ настоящего имеются еще у Диоскорида (около 78 лет н. э.). В его работе было и цветное изображение этого растения в бутонах. Но еще раньше грекам было, по-видимому, известно о лекарственном значении алоэ с острова Сокотра. В сочинениях известного арабского путешественника и географа Идриси (середина XII в.) говорится о том, что остров Сокотра был завоеван Александром Македонским из-за того, что на острове производили целебный сухой сок алоэ. О разнообразном медицинском использовании сока алоэ сообщалось в трактатах классика античной медицины римского врача и естествоиспытателя Галена. Медицинское значение имеет и мякоть (пульпа) свежих листьев алоэ — бесцветная сочная водоносная паренхима, образующая основную массу листа. Свежие листья алоэ имеют широкое применение в народной медицине некоторых тропических и субтропических стран. В СССР медицинское использование имеет сок алоэ древовидного, культивируемого на Черноморском побережье, в Аджарии. Сок извлекают прессованием измельченных свежесобранных листьев.

Многочисленные виды алоэ являются излюбленными декоративными растениями, широко разводимыми в африканских садах. К ним принадлежит и алоэ древовидное. Этот вид, а также алоэ неустрашимое и некоторые другие виды часто используют в Африке для живых изгородей. Несколько видов алоэ культивируются как декоративные в Европе, на побережье Средиземного моря, некоторые из них там натурализовались.

Род *гастерия* (Gasteria), также входящий в трибу алоевых, эндемичен для Южной Африки. Он включает около 70 видов суккулентных многолетних трав, произрастающих главным образом в ее центральных районах, по каменистым и мелкоземистым местам, нередко среди травяного покрова. Это небольшие растения с плотной розеткой многорядных или двурядных,

толстых, мясистых, удлиненно-эллиптических листьев с сильно развитой кутикулой и обычно с мелкими белыми пятнами. Пазушные, несколько изогнутые наверху цветоносы гастерии оканчиваются рыхлой, обычно односторонней (из-за свешивающихся вниз цветков) кистью (табл. 19, *6—9*). Цветки розовые, трубчатые, со сросшимися сегментами околоцветника; трубка изогнутая, в верхней половине цилиндрическая, а в нижней — вздутая, расширенная. Так же как у алоэ, тычинки в результате изгибания нитей располагаются по одну сторону от столбика, прилегая к выпуклой стороне околоцветника. Они тесно соприкасаются друг с другом пыльниками, которые полукругом окружают верхушку столбика с рыльцем. И хотя конец столбика немного изогнут в противоположном от тычинок направлении, контакт рыльца со вскрывшимися пыльниками неизбежен. По данным С. Фогеля, у гастерии имеет место и орнитофилия. Предполагают, что опылителями их могут быть и пчелы. Коробочки у гастерий 3-гранные, кожистые, как и у других растений-баллистов, обращены они прямо вверх (рис. 71, *10*) вследствие изгибания цветоножек, становящихся при плодах твердыми, проволоковидными. Семена выпадают из коробочек при раскачивании цветоноса ветром. Виды гастерии разводят в суккулентных садах, но чаще их культивируют как горшечные растения.

Эндемичным для Южной Африки является большой род *хавортия* (Haworthia) (куда в настоящее время включается также *хортолирион* — Chortolirion), насчитывающий около 200 видов, из которых 1 достигает тропической Африки (Ангола и Зимбабве). Наиболее богата видами Капская область. Представители этого рода — маленькие суккулентные растения с исключительно плотной 3-многорядной, иногда довольно высокой (рис. 71) розеткой листьев и пазушными цветоносами с одной или несколькими рыхлыми кистями. У немногих видов имеется облиственный стебель. Листья хавортий обычно очень толстые и мясистые, нередко твердые и короткие. Поверхность листьев у многих видов шероховатая от многочисленных зеленоватых или беловатых твердых бугорков. По краям листьев иногда имеются зубцы или жесткие реснички. У некоторых видов из пазух нижних листьев развиваются столоны, служащие для вегетативного размножения (рис. 71, *6*). Цветки обращены косо вверх. Они мелкие, невзрачные, беловатые, с прямой цилиндрической трубкой, образованной сросшимися до половины сегментами и двугубым отгибом из свободных и отогнутых наружу частей. Верхняя губа образована двумя наружными и одним внутренним сегментами, а нижняя — 2

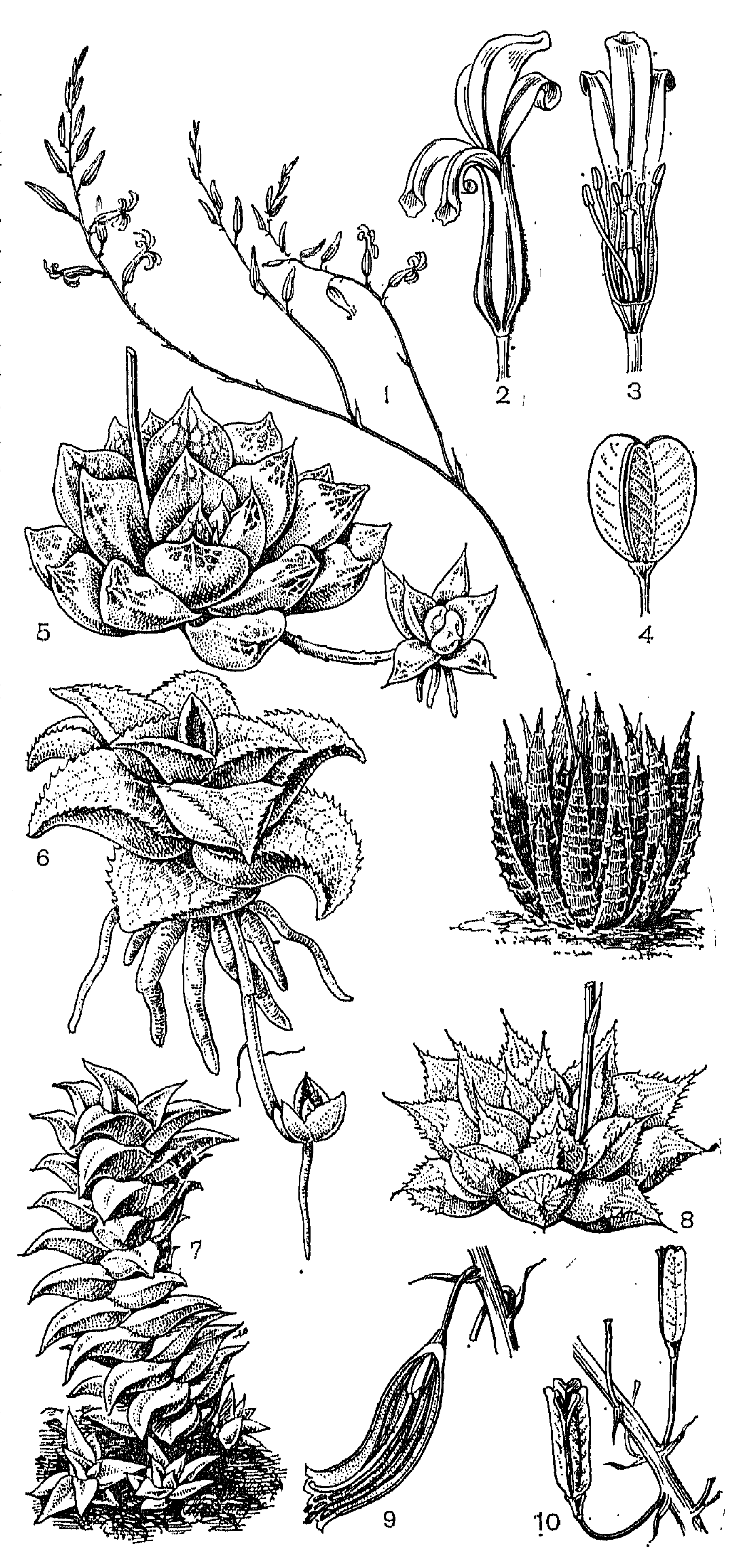


Рис. 71. Асфоделовые.

Хавортия полосатая (Haworthia fasciata): *1* — общий вид; *2* — цветок; *3* — цветок в разрезе (3 сегмента околоцветника удалены); *4* — плод. Хавортия ладьевидная (H. cymbiformis): *5* — розетка взрослого растения со столоном, несущим дочернюю розетку. Хавортия шахматная (H. tesselata): *6* — розетка с корнями и столоном с дочерней розеткой. Хавортия извилистая (H. tortuosa): *7* — взрослая и молодые розетки. Хавортия волосконосная (H. pilifera): *8* — общий вид. Гастерия двурядная (Gasteria disticha): *9* — цветок в разрезе (ориентирован косо вниз); *10* — коробочки (ориентированы вверх).

внутренними и одним наружным. Тычинки (3 короткие и 3 длинные) и расположенный ниже их уровня столбик скрыты в трубке околоцветника. У цветков хавортий очень много нектара, и в Африке их опыляют пчелы. Хавортии часто выращивают в оранжереях, иногда как комнатную культуру.

Следующая триба подсемейства асфоделовых представлена одним родом — *книпхофия* (Kniphofia). Он объединяет около 60 видов, распространенных в Южной и тропической Африке, на острове Мадагаскар (2 вида) и на Аравийском полуострове (1 вид). Книпхофия растет в горах на высоте 1800—4000 м в избыточно увлажненных местообитаниях: по сырым и болотистым местам среди травянистой растительности, по берегам горных потоков, в зарослях приречных кустарников, иногда в местах, периодически затопляемых в сезон дождей.

Книпхофии — многолетние травы с густой розеткой листьев и центральным цветоносом, который у некоторых видов (например, у тропической *книпхофии Томсона* — K. thomsonii) достигает в высоту 3 м. Только у *книпхофии облиственной* (K. foliosa) из Эфиопии имеется облиственный стебель. У некоторых видов (например, у *книпхофии ягодной* — L. uvaria, рис. 70, *2*, табл. 20, *3* и книпхофии Томсона) в пазухах самых нижних листьев закладываются почки, из которых развиваются столоны длиной до 15 см, дающие начало новым особям. Листья у книпхофии линейные или линейно-ланцетные, снизу килеватые, сверху плоские или желобчатые, обычно длинные (до 2 м). По строению соцветий и цветков книпхофия похожа на алоэ, но цветонос у нее всегда простой, неразветвленный, с короткой, часто густой кистью. Раскрывание цветков в соцветии обычно происходит снизу вверх, и только у *книпхофии карликовой* (K. pumila) и *книпхофии изоэтолистной* (K. isoetifolia) оно происходит в обратном направлении. Околоцветник трубчатый или трубчато-воронковидный, иногда колокольчатый, со сросшимися почти доверху или редко до половины своей длины сегментами. Прицветники часто пленчатые, отогнутые вниз и прижатые к цветоносу.

Процесс опыления у книпхофии, по-видимому, сходен с таковым у алоэ. Цветки у них протандричные. Тычинки, скрытые вначале, как и столбик, в трубке околоцветника, при цветении выставляются из него на разную длину (иногда они втрое длиннее околоцветника) и находятся примерно на одном уровне с высовывающимся немного позднее столбиком. В конце мужской фазы нити тычинок у большинства видов книпхофии зигзагообразно изгибаются, втягивая пыльники внутрь околоцветника. Цветки книпхофии опыляются птицами. Цветение различных видов происходит в разное время года, но некоторые, как, например, книпхофия Томсона, цветут почти круглый год. Многие виды книпхофии — очень эффектные долго цветущие декоративные растения, нередко разводимые в садах и парках с теплоумеренным и субтропическим климатом. С начала XVIII в. в Западной Европе культивируют интродуцированную из Юго-Восточной Африки книпхофию ягодную с густыми яйцевидными или почти шаровидными кистями огненно-красных бутонов и оранжево-желтых цветков. Этот вид выращивают в СССР на Южном берегу Крыма.

В подсемействе *антериковых* (Anthericoideae) известны 31 род и около 630 видов; из них 27 родов распространено в Старом Свете, 1 (антерикум) встречается также и в Америке, 4 рода произрастают только на Американском континенте — от юга США (штаты Юта и Аризона) до Перу и Чили. В этом подсемействе различают 5 триб. Самой большой из них является триба *антериковых* (Anthericeae), состоящая из 14 родов, представленных многолетними травами и очень редко небольшими кустарниковидными и полукустарниковидными растениями. Цветки у них звездчатые, колесовидные, редко воронковидные или колокольчатые, со свободными или сросшимися при основании, редко до половины сегментами. Тычинок иногда 3 (*анемаррена* — Anemarrhena). Гнезда завязи обычно с многочисленными (до 30), реже несколькими или 2 (роды анемаррена и *алекторурус* — Alectorurus) семязачатками. Плод — коробочка.

Наиболее известным родом трибы антериковых является *хлорофитум* (Chlorophytum). Он включает около 220 видов, большинство которых распространено в тропической Африке, 20 видов встречаются в Южной Африке, около 15 — на Мадагаскаре, по 1 — на юге Аравийского полуострова и на острове Сокотра, около 15 видов — в Индии, несколько видов — в Таиланде, Индокитае, на полуострове Малакка, в Южном Китае, Австралии и Тасмании. Виды хлорофитума преимущественно мезофильные растения, обитающие во влажных, обычно тенистых местах. На востоке Южной Африки в субтропических вечнозеленых муссонных лесах обычен *хлорофитум хохолковый* (C. comosum), являющийся важным компонентом их травяного покрова. Это растение имеет довольно необычный облик, благодаря тому что в его соцветии на верхушке цветоноса и боковых ветвей, а нередко и на других частях развиваются новые растения с розетками листьев и короткими корнями. При полегании цветоноса розетки укореняются, и таким путем у этого вида происходит быстрое вегетативное размножение. Хлорофитум хохолковый хорошо знаком чита-

телям, так как он широко распространен в комнатной культуре. Некоторые виды хлорофитума произрастают в аридных районах Южной Африки. В качестве примера можно привести *хлорофитум липкий* (C. viscosum) — очень жесткое, опушенное железистыми волосками растение, обитающее по пескам в пустыне Намиб и на полупустынном плоскогорье Намакваленд, а также *хлорофитум аридный* (C. aridum), встречающийся в кустарниковых саваннах Трансвааля.

Виды хлорофитума — многолетние травы с ползучим корневищем, обычно тонкими, но у концов часто клубневидно утолщенными корнями, с розетками листьев и с центральным простым или разветвленным цветоносом. Самый высокий цветонос (до 2 м), а также наиболее длинные (до 140 см) слабосуккулентные листья имеет похожий на алоэ *хлорофитум Крука* (C. krookianum), встречающийся по сырым местам в восточных районах Южной Африки (рис. 72). Листья у хлорофитумов от линейных до широколанцетных, по краю обычно бахромчатые, а при основании нередко суженные в черешок. Мелкие, белые, реже зеленоватые или розоватые цветки собраны в 1—6-цветковые пучки, расположенные в пазухе прицветников и образующие рыхлые или более или менее густые сложные кисти. Каждый цветок такого пучка сидит непосредственно на оси соцветия в пазухе прицветника. Пучки представляют собой редуцированные боковые ветви соцветия, оси которых подверглись полной редукции. У некоторых видов (например, у *хлорофитума капского* — C. capense) иногда развиваются очень короткие оси и цветки на них расположены по спирали. Околоцветник у хлорофитумов со свободными сегментами, обычно расположенными звездчато или отклоненными вниз. Тычинки с крупными пыльниками, прикрепляющимися к нити основанием, при увядании изгибаются назад. Гинецей состоит из 3 плодолистиков, но у *хлорофитума клубневого* (C. tuberosum), распространенного в тропической Африке и Индии, он образован только 2 плодолистиками. В каждом гнезде завязи имеется от 6 до 30 семязачатков. Коробочка 3-гранная, часто глубоколопастная. Семена крупные, диаметром 2—4 мм, плоские, округлые, черные и блестящие.

Цветет хлорофитум в течение всего года, но разные его виды — в различное время. Цветки в пучках раскрываются последовательно, и первым распускается нижний бутон. При неблагоприятных для цветения условиях рост бутонов может задерживаться на продолжительное время, и если они вновь начнут расти и распускаться, то в одних и тех же пучках можно видеть и зрелые плоды, и раскрытые и увядшие



Рис. 72. Асфоделовые.

Хлорофитум Крука (Chlorophytum krookianum): *1* — надземная часть растения; *2* — часть соцветия. Хлорофитум клубневой (C. tuberosum): *3* — общий вид растения; *4* — цветок; *5* — плод. Эхеандия крупноплодная (Echeandia macrocarpa): *6* — цветок со шмелем, собирающим пыльцу и производящим перекрестное опыление. Алекторурус йедоенский (Alectorurus yedoensis): *7* — семя с пучком волосков при основании. Анемаррена асфоделовидная (Anemarrhena asphodeloides): *8* — цветок.



Рис. 73. Асфоделовые.

Антерикум обыкновенный (Anthericum liliago): *1* — общий вид; *2* — гинецей (на верхушке завязи видны капельки нектара, выделившиеся из септальных нектарников). Артроподиум усиконосный (Arthropodium cirrhatum): *3* — соцветие (цветоножки в верхней половине белые, похожие на трубку околоцветника); *4* — лист; *5* — тычинка (от пыльника отходят два волосистых придатка). Диурантера большая (Diuranthera major): *6* — верхняя часть соцветия с бутонами, цветками и плодами; *7* — лист; *8* — тычинка (на пыльнике два придатка).

цветки, и бутоны. Цветоножки при цветении направлены косо вверх и не изменяют своего положения при плодах. Цветки опыляются пчелами, цветочными мухами и другими насекомыми, привлекаемыми пыльцой и нектаром. Несколько видов хлорофитума разводят как декоративные в комнатах и оранжереях. Из них наиболее распространен хлорофитум хохолковый, имеющий ряд культурных разновидностей, в том числе пестролистную форму с продольными белыми полосами, а также хлорофитум капский.

К роду хлорофитум очень близок род антерикум (Anthericum), отличающийся от него главным образом мелкими, шаровидными в очертании, угловатыми, черными семенами. В род антерикум входит около 250 видов, распространенных преимущественно в тропической Африке. Из них 17 видов произрастают в Южной Африке, 2 — в Северной Африке, 3 — в Европе, несколько — на юге Северной Америки, в Центральной и Южной Америке. Два европейских вида — *антерикум ветвистый* (A. ramosum) и *антерикум обыкновенный* (A. liliago, рис. 73) — достигают в своем распространении юга Швеции и, следовательно, дальше других представителей семейства асфоделовых проникают в северные широты. Антерикум ветвистый встречается и в южных, и отчасти центральных районах европейской части СССР. Оба вида обитают по сухим солнечным местам, травянистым и каменистым склонам гор и холмов, сухим разреженным лесам и кустарникам. Европейские виды имеют простые кисти, в то время как у большинства остальных видов они сложные, образованные не одиночными цветками, а пучками цветков. Африканские виды антерикума обитают в условиях, в основном сходных с таковыми у видов хлорофитума. Многие тропические виды растут в горах, по открытым травянистым и лесным склонам, скалам, берегам горных рек. В Южной Африке представители этого рода чаще всего встречаются в горных и равнинных кустарниковых песчаных саваннах. У антерикума обыкновенного пыльники вскрываются одновременно с раскрыванием цветков или сразу после этого. Самоопыление устраняется благодаря разной длине тычинок и столбика, который превышает тычинки примерно на 5 мм и, кроме того, немного отогнут вниз. На верхней поверхности завязи из септальных нектарников крупными каплями выделяется нектар (рис. 73, *2*). Антерикум разводят как декоративное растение в открытом грунте.

Следует упомянуть об эндемичном для Африки роде *трахиандра* (Trachyandra), насчитывающем 50 видов, из которых 45 встречаются в Южной Африке, преимущественно в Капской области, а остальные — в тропической Африке. Среди видов этого рода имеется несколько кус-

тарниковидных форм, очень редких в подсемействе антериковых. В качестве примера назовем встречающуюся на юго-западе Капской области *трахиандру Адамсона* (T. adamsonii) — кустарник высотой до 180 см, с ветвями, покрытыми твердыми основаниями опавших листьев и несущими на верхушках пучки узких, сизых, слабосуккулентных листьев. Оригинально выглядят некоторые травянистые представители рода, например *трахиандра рыхлая* (T. laxa), обитающая в пустыне Калахари и других засушливых районах Южной Африки. После образования плодов веточки его сильно ветвистого раскидистого соцветия, а также цветоножки дуговидно загибаются книзу, и тогда все соцветие приобретает шаровидную форму. Отрываясь от растения, эти сухие шаровидные соцветия (перекати-поле) перекатываются ветром по земле, разбрасывая семена.

Три монотипных рода из трибы антериковых — анемаррена, *тераухия* (Terauchia) и алекторурус — представляют семейство асфоделовых в Восточной Азии. *Анемаррена асфоделовидная* (Anemarrhena asphodeloides) растет по сухим склонам гор в лесостепных и степных районах Северо-Восточного и Северного Китая и на юге полуострова Корея, образуя иногда своеобразные анемарреновые степи. Она имеет горизонтальное ветвящееся корневище, на конце которого развивается густой пучок злаковидных желобчатых листьев и цветонос длиной до 1 м с негустой кистью мелких невзрачных цветков со слабым сладковатым запахом. Сегменты околоцветника, сросшиеся до половины своей длины, образуют тускло-пурпуровую трубку и желтый или фиолетовый отгиб. Цветки имеют только 3 тычинки, почти полностью сросшиеся нитями с внутренними сегментами околоцветника (рис. 72, *8*). Тычинки скрыты в трубке околоцветника и расположены выше столбика. Анемаррена цветет в середине лета. Цветки ее раскрываются после 7 ч вечера и опыляются мелкими ночными бабочками из группы совок (Acronicta psi) и огневок (Pyrausta gracilis).

К анемаррене очень близка *тераухия анемарренолистная* (Terauchia anemarrhenaefolia), встречающаяся на севере полуострова Корея. У этого вида известны только мужские цветки с недоразвитой завязью. Единственный вид алекторуруса — *алекторурус йедоенский* (Alectorurus yedoensis) изредка встречается в Японии, на островах Сикоку и Кюсю, в горах на влажных скалах. Это небольшое двудомное растение с розеткой двурядных вечнозеленых широколинейных листьев и цветоносом высотой 15—40 см, с рыхлым метельчатым соцветием из мелких белых колокольчатых цветков. Семена его снабжены при основании длинными белыми волосками (рис. 72, *7*). Эта особенность свойственна только данному роду. Алекторурус занимает в трибе антериковых обособленное положение.

В горах Средней и Южной Европы распространен род *парадизея* (Paradisea), названный по имени итальянского ботаника конца XVIII и начала XIX в. Д. Парадизи. В род входят 2 вида, из которых более известна *парадизея лилиевидная* (P. liliastrum), растущая на альпийских и субальпийских лугах в Пиренеях, Юре, Альпах и Апеннинах (рис. 64, *1*). Этот вид имеет самые крупные в подсемействе цветки (длиной 3—5 см). Они белые, воронковидные, со свободными сегментами, собранные в 2—20-цветковую более или менее одностороннюю кисть. Их 3 длинные и 3 короткие тычинки с качающимися пыльниками дуговидно изогнуты наверх так же, как и немного превышающий их столбик. Парадизею лилиевидную разводят как декоративное растение, в особенности на альпийских горках.

В Новом Свете обитают 3 эндемичных рода из трибы антериковых. Из них 2 — *эремокринум* (Eremocrinum), распространенный на юге США (штаты Аризона и Юта), и чилийский род *боттионея* (Bottionea) — являются монотипными. Третий, исключительно тропический род *эхеандия* (Echeandia), объединяет 13 видов, распространенных в Центральной Америке (от Мексики до Панамы) и на севере Южной Америки (Венесуэла и Эквадор). Виды эхеандии — многолетние травы с утолщенными от основания корнями, длинными линейными листьями и собранными в пучки цветками, образующими на верхушке цветоноса и его боковых ветвей рыхлые кистевидные соцветия. Пыльники у эхеандии срослись в довольно длинную коническую трубку, окружающую столбик, что является приспособлением к перекрестному опылению. Срастание пыльников — характерная особенность этого рода. Австралийским ботаником П. Бернхардтом и американским Э. Монталво (1977, 1979) детально изучена биология цветения *эхеандии крупноплодной* (E. macrocarpa), произрастающей в горах Центральной Америки в дубово-можжевеловых лесах на высоте до 1800 м над уровнем моря. Как отмечают названные авторы, эхеандии в строении андроцея обнаруживают замечательное сходство с двудольными растениями умеренного пояса — додекатеоном обыкновенным (Dodecatheon meadia) и пасленом сладко-горьким (Solanum dulcamara), у которых пыльники также образуют конус вокруг столбика, хотя и не срастаются при этом между собой. Указанное сходство обусловливает и одинаковый механизм опыления у этих растений. Цветки эхеандии крупноплодной желтые, с колесовидным околоцветником и

во время цветения обращены косо вниз (рис. 72, *б*). Они строго протогиничны. В женскую фазу, которая продолжается один день, из пыльникового конуса высовывается столбик. И только после того, как рыльце потеряет способность воспринимать пыльцу и столбик втянется в пыльниковый конус, происходит вскрывание пыльников. Поэтому самоопыление у эхеандии совершенно исключено. Мужская фаза продолжается от 2 до 7 суток в зависимости от погодных условий. Следовательно, каждый отдельный цветок большую часть жизни функционирует как донор пыльцы, а не как ее получатель. Цветки эхеандии не имеют нектара, и насекомые посещают их ради пыльцы. Главными опылителями, в большом количестве встречающиеся на цветках эхеандии, являются шмели — рабочие особи и царицы. Подлетая к цветку, рабочий шмель обхватывает пыльниковый конус передними парами ног и мандибулами. При вибрации грудных крыльев пыльниковый конус сотрясается и пыльца высыпается из его внутренних продольных щелей на голову, грудь и брюшко насекомого, которое стряхивает ее затем второй парой ног в пыльцевые мешки, находящиеся на задних ногах. Шмели-царицы ведут себя аналогично рабочим особям с той лишь разницей, что они иногда прекращают вибрацию и слизывают выпавшую из конуса пыльцу длинным язычком. Каждую минуту насекомые посещают в среднем 14 цветков, причем 24 с насекомое тратит на полет, а 36 с — на получение пыльцы путем вибрации. Несмотря на устойчивые взаимоотношения с насекомыми-опылителями, в соцветиях эхеандии крупноплодной образуется мало плодов (в среднем 8 плодов на соцветие, в котором до 66 бутонов). Такая малая продуктивность может быть объяснена двумя причинами. Во-первых, только 15—20% цветков в популяции находятся одновременно в женской фазе. Во-вторых, из 4—5 цветков пазушного пучка только один (нижний) способен после опыления образовать плод, остальные же цветки пучка (их называют вспомогательными) являются функционально пыльниковыми. Они хотя и имеют внешне нормально развитый гинецей, но оказываются не в состоянии завязать плоды. Наличие вспомогательных цветков и бóльшую продолжительность мужской фазы цветка по сравнению с женской Бернхардт и Монталво считают приспособлением, выработанным растениями, чтобы обеспечить насекомых обильной пищей — пыльцой — и тем самым постоянно привлекать их к себе и опылять цветки, от которых они ничего не получают (в женской фазе пыльники закрыты). Описанная «стратегия» опыления, как полагают, является выгодной для растения, так как, с одной стороны, она надежно обеспечивает перекрестное опыление, а с другой — благодаря образованию небольшого количества плодов позволяет растению меньше истощать энергетические резервы и полнее сохранить их для следующей вегетации. Эхеандия крупноплодная цветет с начала июля, в сезон дождей, при температуре 14—15 °С. Вскрывание плодов у нее приурочено к периоду сильных ветров (конец октября — начало ноября), что способствует более успешному разбрасыванию семян из обращенных вверх коробочек этого растения-баллиста.

Триба *тизанотовых* (Thysanoteae) состоит из одного рода тизанотус. Он включает 37 видов, распространенных в Австралии, из них 2 вида встречаются в Новой Гвинее, а 1 — *тизанотус китайский* (Thysanotus chinensis) — в Южном Китае, Таиланде, Вьетнаме, на Филиппинах и в Индонезии. Большинство представителей рода растет в умеренном и субтропическом поясах, часто встречаясь на песчаных равнинах, покрытых верещатниками, на приморских песках, по сухим холмам. Большую экологическую амплитуду имеет распространенный почти по всему ареалу рода *тизанотус клубневой* (T. tuberosus), встречающийся от пустынных районов Центральной Австралии, где растет в сообществах ксерофитных злаков, до тропических районов Квинсленда (рис. 74, *1*). Все тизанотусы — многолетние травы с коротким корневищем, от которого отходит пучок многочисленных тонких или (чаще) клубневидно утолщенных корней. Листья прикорневые, линейные, злаковидные, иногда полуцилиндрические или несколько мясистые. У немногих представителей (тизанотуса китайского и *тизанотуса многоцветкового* — T. multiflorus) они вечнозеленые; у некоторых других видов (например, у *тизанотуса колюченосного* — T. spiniger) листья отмирают еще до начала цветения и ассимиляционная функция переходит к цветоносу. У тизанотуса колючего большинство веточек соцветия заканчивается колючим острием, и только немногие из них 1-, 2-цветковым частным соцветием (рис. 74, *4*). У единственной в роде лианы — *тизанотуса Патерсона* (T. patersonii) — цветонос извилистый, вьющийся, длиной до 1 м, с короткими несущими пучки цветков боковыми ветвями (рис. 74, *3*). Своеобразное строение имеют цветки тизанотусов: внутренние сегменты распростертого околоцветника резко отличаются от наружных — они значительно шире благодаря перепончатым, часто фиолетовым и обычно бахромчато-реснитчатым краям (рис. 74, *2*). Тычинки, как правило, неравные: 3 внутренние имеют более длинные нити и особенно пыльники; у некоторых видов внутренние тычинки совсем не развиваются. Пыльники линейные, длиной до 1 см, прикреп-

ляются к нити основанием, реже спинкой и вскрываются верхушечной порой. При увядании они обычно спирально скручиваются. В каждом гнезде завязи 2 семязачатка, но иногда их 10—17. При основании семян имеется маленький придаток — элайосома. Род тизанотус благодаря особенностям строения цветков, а также наличию в хлоренхиме листьев и стеблей рафидных каналов с оксалатом кальция, которых нет у других представителей порядка лилейных, занимает в подсемействе антериковых довольно обособленное положение.

В трибе *ходжсониоловых* (Hodgsonioleae) различают 7 родов, их представители обитают в южном полушарии. Монотипный род *паситея* (Pasithea) встречается в Южной Америке (юг Перу, Чили), 5 моно- и олиготипных родов — в Австралии, Тасмании и на востоке Новой Гвинеи и 1 род *цесия* (Caesia, 12 видов) — на юге Африки, Мадагаскаре и в Австралии. Все представители этой трибы — многолетние травы с прикорневыми, иногда двурядными (виды цесии) листьями и безлистными цветоносами или редко (роды трикорина и коринотека) с облиственными ветвистыми стеблями. Листья обычно линейные, злаковидные, иногда шиловидные, при основании нередко с влагалищами. Цветки мелкие, обычно голубые, редко белые или желтые, собранные в метелку, простую или сложную кисть или в малоцветковые зонтиковидные верхушечные соцветия (например, у трикорины). Околоцветник звездчатый, со свободными, редко сросшимися внизу в короткую трубку сегментами. При отцветании околоцветник спирально скручивается (рис. 74, *8*), что является характерным признаком этой трибы, который свойствен еще только одному австралийскому роду — *арнокринуму* (Arnocrinum) из трибы джонсониевых. Скрученный околоцветник более или менее долго сохраняется при развивающемся плоде, но затем опадает. Тычинок обычно 6, пыльники прикрепляются спинкой и вскрываются интрорзно, а у рода *агростокринум* (Agrostocrinum) — верхушечной порой. У рода *ходжсониола* (Hodgsoniola) имеются 3 фертильные и 3 стерильные тычинки. У первых связники удлинены и срослись в цилиндрическую трубку, из которой выступает столбик. У рода трикорина нити тычинок очень густо опушены обращенными вверх волосками (рис. 74, 7). Число семязачатков в каждом гнезде завязи варьирует от многочисленных (у родов паситея и *хамесцилла* — Chamaescilla) до 2 у остальных ее представителей. Роды трикорина и коринотека имеют необычные для семейства асфоделовых плоды. У трикорины в каждом гнезде ее глубоко трехлопастной завязи из 2 семязачатков развивается 1 и, кроме того, 1 или 2 гнезда завязи часто дегенерируют.

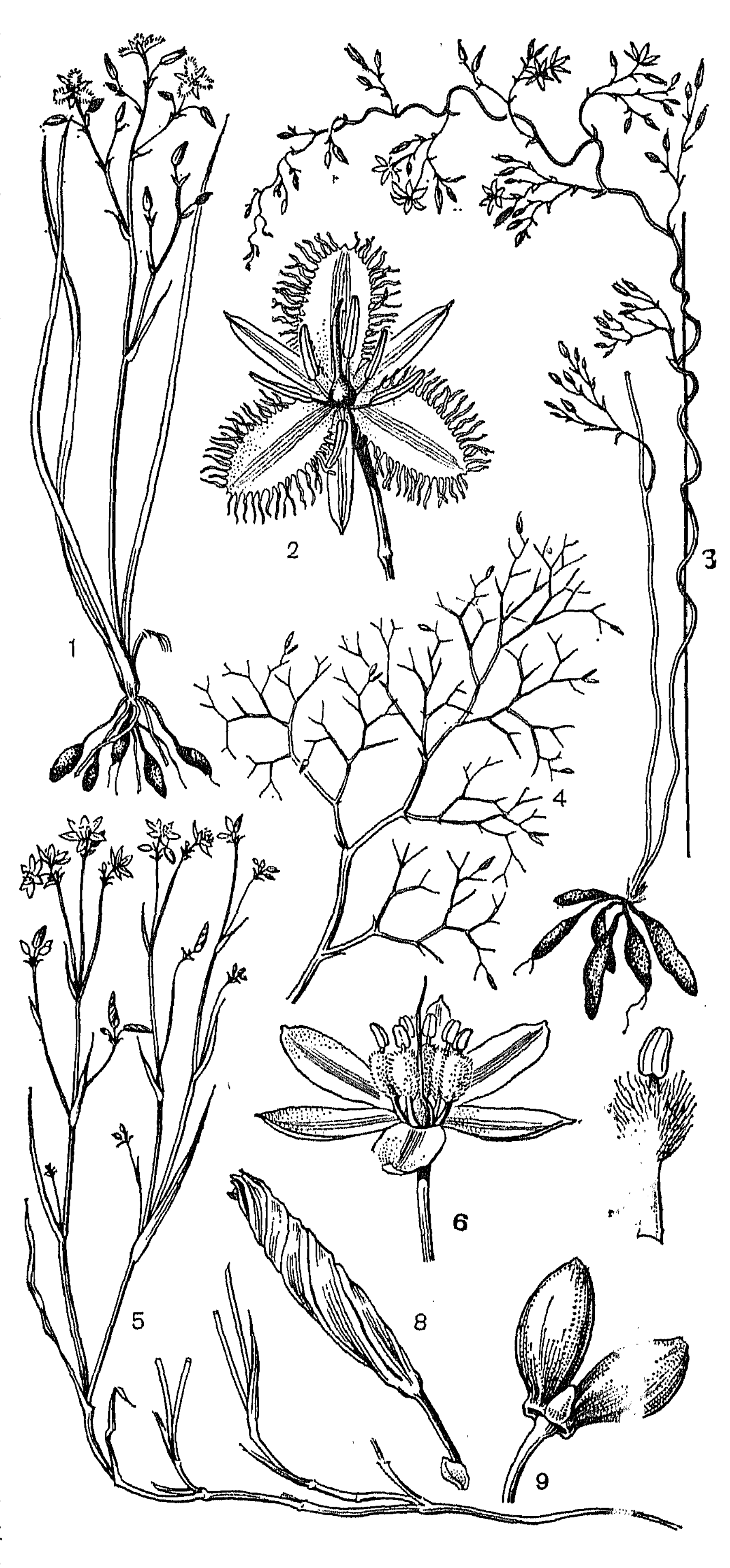


Рис. 74. Асфоделовые.

Тизанотус клубневой (Thysanotus tuberosus): *1* — общий вид; *2* — цветок с цветоножкой. Тизанотус Патерсона (T. patersonii): *3* — общий вид. Тизанотус колюченосный (T. spiniger): *4* — часть соцветия. Трикорина высокая (Tricoryne elatior): *5* — общий вид; *6* — цветок; *7* — тычинка; *8* — скрученный (после отцветания) околоцветник; *9* — плод.

Образующийся плод состоит из 3—1 односемянных невскрывающихся сухих или сочных долей (рис. 74, *9*). Односемянным невскрывающимся часто бывает плод у растений из рода коринотека, когда в их завязи развивается только одно гнездо с 1 семязачатком. Но если развивается больше гнезд и семян, то тогда образуется довольно поздно вскрывающийся плод-коробочка. Таким образом на примере родов трикорина и коринотека можно наглядно видеть возможные пути трансформации коробочки в односемянный невскрывающийся плод. Семена цесии и коринотеки снабжены при основании элайосомами; у цесии элайосомы являются строфиолями, у коринотеки — карункулами.

С представителями рассмотренной трибы обнаруживает родство по эмбриологическим признакам род *симетис* (Simethis), выделенный X. Хубером (1969) в трибу *симетисовых* (Simethideae). Единственный вид рода — *симетис плосколистный* (S. planifolia) произрастает в Западном Средиземноморье (Алжир, Марокко Тунис, юг Европы до Италии), на западе Франции и юго-западе Ирландии, встречаясь по верещатникам, каменистым местам, разреженным сосновым лесам. Это многолетнее растение с мясистыми шнуровидными корнями, пучком длинных прикорневых влагалищных листьев и цветоносом длиной до 40 см (рис. 67, *9*, *10*). Соцветие у симетиса рыхлое, метельчатое, с немногими ветвями, несущими пучки из 3—7 цветков. Околоцветник звездчатый, со свободными сегментами, сверху белыми, снизу пурпурными. Тычинки с длинными пыльниками и густо шерстисто-волосистыми нитями, прикрепляющиеся к ямке связника. В каждом гнезде завязи образуются по 2 семязачатка. Плод — шаровидная коробочка. Семена при основании с белым придатком — строфиолой.

Очень своеобразна эндемичная для Австралии триба джонсониевых, иногда выделяемая в отдельное семейство. В нее входит 8 родов, включающих многолетние травы, реже кустарничковидные формы. Многие представители трибы являются ксерофильными растениями. Характерным признаком джонсониевых является наличие головчатого, реже зонтиковидного соцветия, окруженного оберткой кроющих листьев; иногда (у рода *джонсония* — Johnsonia) соцветие—простой колос. Другая особенность джонсониевых — унифациальные (билатеральные или 3-гранные) листовые пластинки. Листья джонсониевых расположены в прикорневых или верхушечных пучках или по всему стеблю. Цветки сидят в пазухе прицветников, причем у некоторых родов каждый цветок имеет еще и прицветничек, расположенный на его вентральной (брюшной) стороне и в разной степени охватывающий цветок (рис. 75). Сегменты околоцветника свободные или сросшиеся в основании или наполовину своей длины, образуя в последнем случае трубку и отгиб (например, у рода *бория* — Borya). В цветке 6 или 3 тычинки; в каждом гнезде завязи от многих до нескольких семязачатков.

В роде джонсония 3 вида, обитающих в Юго-Западной Австралии по сухим приморским пескам. Наиболее известна *джонсония обыкновенная* (J. lupulina) — плотнодерновинный многолетник с жесткими двурядно расположенными билатеральными узколинейными листьями и уплощенным стеблем (рис. 75, *1*). Джонсонию можно принять за растение из семейства злаков. Злаковидный облик имеют не только дерновины этого вида, но и его соцветие — густой продолговато-эллиптический колос с крупными скрывающими цветки, тонкокожистыми, как у злаков, чешуями. При основании колоса имеется кроющий лист, направленный вертикально вверх, благодаря чему создается впечатление, что он является продолжением стебля, а соцветие занимает не верхушечное, а боковое положение. Такое расположение нижнего прицветного листа свойственно также некоторым представителям семейств ситниковых и осоковых. Цветки у джонсонии мелкие, со сросшимися внизу и образующими короткую трубку сегментами околоцветника. Тычинок 3, расширенные основания их нитей срослись между собой и с околоцветником (рис. 75, *3*). Столбик расположен выше уровня пыльников. Семена джонсонии снабжены элайосомами.

Другой род трибы джонсониевых — *совербея* (Sowerbaea) состоит из 5 близкородственных видов, дизъюнктивно распространенных по всему побережью Австралии и Тасмании. Растут они преимущественно на сырых и болотистых приморских песках и в субприбрежных верещатниках. Это небольшие, образующие дерновины многолетние травы с прикорневыми листьями, имеющими узкую 3-гранную пластинку и влагалище, а также длинный язычок, расположенный, как и у злаков, на границе между ними (рис. 75, *8*—*9*). По внешнему виду совербея походит на лук. Ее кувшинчатые фиолетовые, розоватые или синие цветки со свободными сегментами околоцветника собраны в довольно густое многоцветковое зонтиковидно-головчатое (как у луков) соцветие, окруженное общей оберткой из нескольких чешуевидных листочков. Каждый цветок располагается в пазухе сильно бахромчато рассеченного прицветника. Для рода характерно наличие 3 тычинок, супротивных внутренним сегментам околоцветника, и 3 чередующихся с ними стаминодиев. Тычинки с очень короткими нитями и удлиненными раздвоенными пыльниками. Столбик расположен значительно выше тычинок, и поэтому

самоопыления у видов этого рода, по-видимому, не происходит. В каждом гнезде завязи 2—6 семязачатков.

Род *бория* (Borya, рис. 75, *5—7*) включает низкие, сильно ксерофилизованные кустарничковидные растения, с очень жесткими колючими 3-гранными листовыми пластинками и широкими короткими влагалищами. Плотные головчатые соцветия окружены черепитчатой оберткой из жестких кожистых чешуй. Супротивно кожистым прицветникам, в пазухах которых сидят цветки, на вентральной стороне последних располагаются чешуевидные прицветнички, охватывающие своими завернутыми краями нижнюю часть цветка (рис. 75, *6*). Цветки мелкие, желтоватые, с околоцветником, дифференцированным на длинную трубку из сросшихся частей сегментов и колесовидный отгиб. Тычинок 6, прикрепленных тонкими нитями к зеву околоцветника, что является необычным для этого семейства. Столбик расположен на одном уровне с пыльниками. Семязачатки в каждом гнезде завязи многочисленные. В род бория входят 3 вида, встречающихся в Западной Австралии и Квинсленде. *Бория блестящая* (B. nitida) замечательна тем, что может сохранять жизнеспособность даже после сильного пересыхания. Она обитает в аридных районах юго-запада Австралии. Это низкий (высотой 3—15 см) кустарничек с очень жесткими трехгранными игловидными листьями, скученными на верхушке побегов. Пластинки листьев со временем опадают, а их короткие расширенные черепитчато налегающие друг на друга основания остаются на ветвях, придавая им своеобразный чешуйчатый вид. Листья бории блестящей имеют ярко выраженное ксероморфное строение: массивное кольцо склеренхимы под эпидермой, очень глубокое расположение устьиц. При наступлении летней засухи этому виду приходится существовать в течение многих недель в отсутствии влаги. Что же происходит в это время с растением? Его листовые пластинки, прежде расположенные более или менее горизонтально, поднимаются вверх, образуя плотный жесткий пучок, в котором молодые листья и верхушечная почка оказываются под прикрытием старых листьев. Продольные бороздки листа с находящимися в них устьицами закрываются благодаря сцеплению зубцевидных выростов на эпидермальных клетках. Эти приспособления несколько замедляют, но не приостанавливают процесс потери воды растением. Продолжая все больше и больше обезвоживаться, листья становятся вначале ярко-оранжевыми, а затем соломенно-желтыми. Такие растения производят впечатление совершенно засохших, безжизненных. Но при наступлении периода дождей они вновь становятся

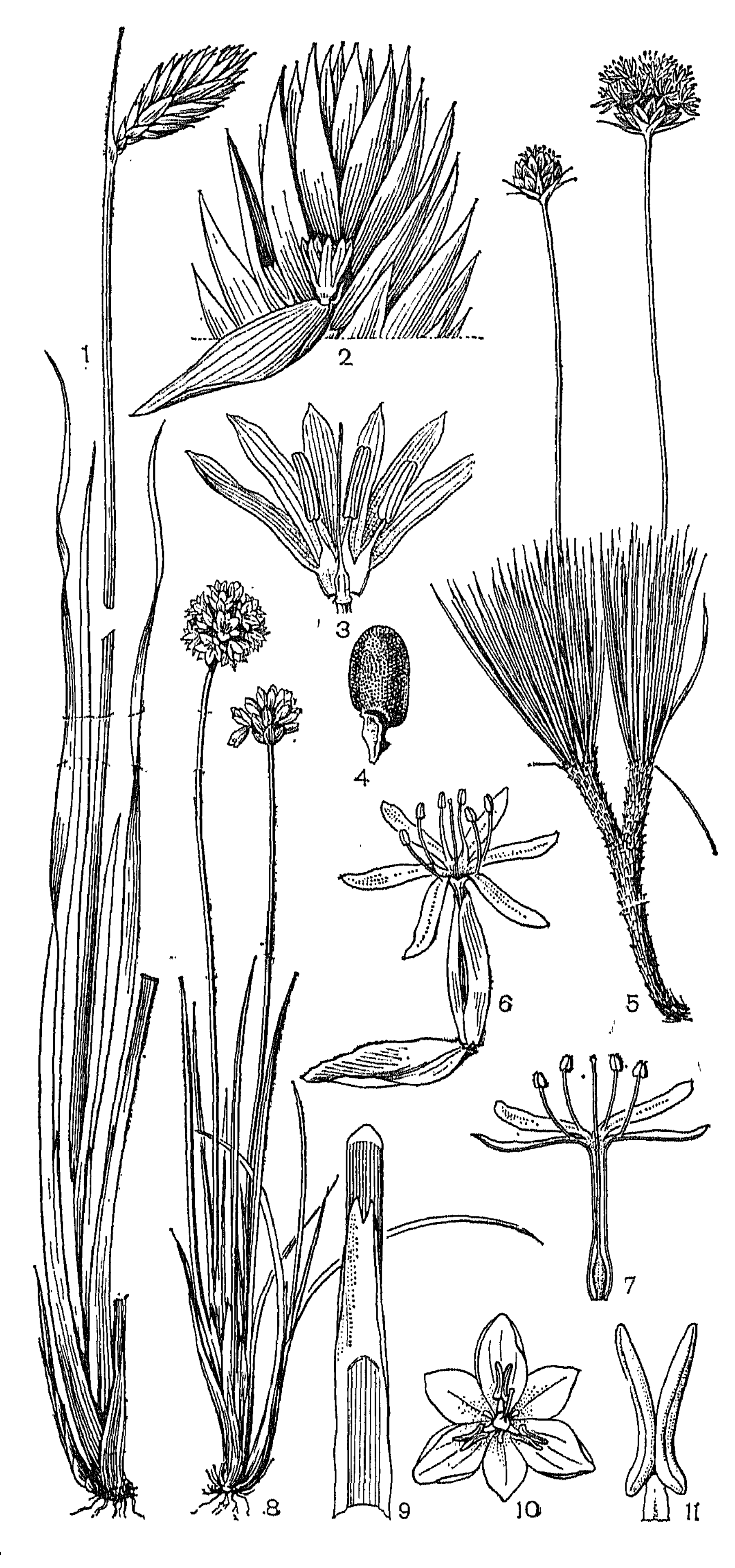


Рис. 75. Асфоделовые.

Джонсония обыкновенная (Johnsonia lupulina): *1* — общий вид; *2* — верхняя часть соцветия с отогнутым прицветником (виден сидящий в его пазухе цветок с прицветничком); *3* — цветок в разрезе; *4* — семя с элайосомой. Бория северная (Borya septentrionalis): *5* — общий вид; *6* — цветок с отогнутым прицветником и окружающим трубку околоцветника прицветничком; *7* — продольный разрез цветка. Совербея ситниковая (Sowerbaea juncea): *8* — общий вид; *9* — часть листа (на границе влагалища и пластинки расположен длинный язычок); *10* — цветок; *11* — тычинка.

зелеными. Специальные наблюдения в природе показали, что если засохшие растения, находившиеся без воды в течение нескольких недель, полить, то через 24 ч после полива листья возвращаются в прежнее, почти горизонтальное положение и начинают зеленеть от основания. Через 16 суток после полива листья становятся зелеными больше чем наполовину своей длины, и на этом процесс их позеленения обычно останавливается. Экспериментально установлено, что бория блестящая может обходиться без воды в течение четырех лет!

СЕМЕЙСТВО КСАНТОРРЕЕВЫЕ (XANTHORRHOEACEAE)

К наиболее замечательным по внешнему облику растениям Австралийского флористического царства принадлежат многие представители небольшого семейства ксанторреевых. Из 9 родов и 65—70 видов этого семейства лишь 2 вида самого богатого видами (их около 42) рода *ломандра* (Lomandra) заходят из Восточной Австралии на юг Новой Гвинеи и в Новую Каледонию, а недавно установленный род *ромнальда* (Romnalda) с единственным видом *ромнальда папуасская* (R. papuana) эндемичен для Новой Гвинеи. Все остальные роды и виды ксанторреевых встречаются только в Австралии и Тасмании. Особенно большое ландшафтное значение имеют древовидные представители ксанторреевых, называемые «травяными» или «злаковыми» деревьями («Grass-Trees») из-за большого сходства их длинных и узких листьев с листьями злаков. Это *кингия австралийская* (Kingia australis, рис. 76, *9*) и многие виды рода *ксанторрея* (Xanthorrhoea, рис. 77), содержащего около 15 видов. Хотя семейство ксанторреевые было установлено известным бельгийским ботаником Б. Ш. Ж. Дюмортье еще в 1829 г., в течение долгого времени принадлежащие к нему роды относили или к семейству ситниковых (Дж. Бентам и Дж. Д. Хукер, 1862—1883), или к семейству лилейных в очень широком его объеме (А. Энглер, 1887 и многие другие авторы). Хотя по строению цветков (они ветроопыляемые, с сухим, обычно перепончатым или кожисто-перепончатым околоцветником) ксанторреевые действительно напоминают ситниковые, они все же значительно более тесно сближаются с семейством асфоделовых, а через него и с лилейными в современном более узком понимании этого семейства.

Роды ксанторреевых очень разнообразны как в отношении жизненной формы, так и по строению цветков. Не случайно многие из них выделяются некоторыми авторами в самостоятельные монотипные или олиготипные семейства кингиевых (Kingiaceae), бакстериевых (Baxteriaceae), ломандровых (Lomandraceae), дазипогоновых (Dasypogonaceae) и калектазиевых (Calectasiaceae). Кроме уже упомянутых древовидных форм, в семействе ксанторреевых представлены как многолетние дерновинные или длиннокорневищные травы, так и сильно разветвленные полукустарники, в том числе не менее оригинальная эрикоидная (верескоподобная) *калектазия синецветковая* (Calectasia cyanea) с очень мелкими, хвоеподобными листьями (рис. 78). Общим для всех ксанторреевых является ксероморфное строение их вегетативных органов и особенно листьев, всегда очень узких (редко достигающих в ширину 10—12 мм) и жестких, с мощными тяжами склеренхимы, а также с относительно толстостенными клетками многих других тканей, в том числе даже клеток палисадной паренхимы. В отличие от ситниковых проводящая система стеблей и листьев большинства ксанторреевых состоит из трахеид и только в корнях имеются довольно примитивные по строению сосуды с простой, реже (у кингии и *бакстерии* — Baxteria) лестничной перфорацией. Лишь у некоторых видов ксанторреи и *акантокарпуса* (Acanthocarpus) сосуды с лестничной перфорацией наблюдались и в листьях.

Из древовидных ксанторреевых наибольшей высоты (до 9 м) достигает кингия австралийская — единственный вид эндемичного для Юго-Западной Австралии рода. Разрастание ее стебля в толщину — результат деятельности камбиеподобной меристемы. Толстый неразветвленный ствол взрослых особей кингии заканчивается розеткой многочисленных густорасположенных узколинейных листьев длиной до 1 м и обычно несколькими шаровидными соцветиями на довольно длинных и толстых цветоносах, густо покрытых чешуевидными верховыми листьями (рис. 76, *9*, *10*). В вегетативном состоянии с кингией сходны и древовидные виды ксанторреи, также имеющие толстый ствол-каудекс, подобно стволам саговников покрытый остатками оснований листьев. Однако ствол ксанторреи обычно заканчивается одним густым цилиндрическим соцветием, напоминающим початок рогозов и расположенным на длинной, лишенной листьев ножке. У наиболее крупного вида этого рода — *ксанторреи австралийской* (Xanthorrhoea australis) — ствол может достигать в высоту 6—7 м и канделябровидно ветвиться в верхней части, образуя несколько листовых розеток с соцветиями или без них. У других древовидных ксанторрей (*ксанторреи четырехгранной* — X. quadrangulata, рис. 77, *1*, *ксанторреи Прейса* — X. preissii и *ксанторреи древовидной* — X. arborea) стволы-каудексы не превышают в высоту 2—3 м и обыч-

но не ветвятся. Некоторые другие виды, примером которых может служить наиболее известный вид рода — *ксанторрея смолистая* (X. resinosa, рис. 77, *5*), имеют лишь немного возвышающийся над поверхностью земли каудекс (очень редко он достигает в высоту 1—1,5 м). У широко распространенной в Южной Австралии и на Тасмании *ксанторреи малой* (X. minor, рис. 77, *8*) каудекс уже полностью скрыт в земле, а ее побеги образуют более или менее густые дерновины с соцветиями высотой до 80 см. Еще мельче *ксанторрея карликовая* (X. pumilio) из Квинсленда, соцветия которой возвышаются над поверхностью земли всего на 20—40 см.

Все виды ксанторреи имеют интересную особенность, вероятно являющуюся средством защиты от перегрева или механических повреждений: их каудексы, основания листьев, а иногда и соцветия выделяют большое количество клейкой смолы, слой которой на стволах древовидных видов может достигать в толщину 2—4 см. У большинства видов она имеет коричневую или темно-красную окраску, но у ксанторреи смолистой, ставшей известной европейцам раньше других видов рода, смола желтая, откуда и происходит название рода Xanthorrhoea, которое может быть переведено на русский язык как «желтосмолка».

Виды самого крупного рода семейства — ломандры (рис. 76) — сходны по жизненной форме с травянистыми видами ксанторреи, но нередко имеют ползучие корневища. У видов секции схеноломандра (Schoenolomandra) как удлиненные вегетативные, так и более короткие репродуктивные побеги несут лишь видоизмененные в чешуи листья. Жизненную форму розеткообразующего многолетнего растения имеют также немногие виды *хамексероса* (Chamaexeros), ромнальда папуасская и *бактерия австралийская* (Baxteria australis). Последний вид, в отличие от всех других представителей семейства, образует довольно крупные одиночные цветки на коротких ножках, несущих чешуевидные листья. Более расставленные листья на побегах свойственны видам *дазипогона* (Dasypogon, рис. 78, *1*), а *акантокарпус Прейса* (Acanthocarpus preissii, рис. 76) из Юго-Западной Австралии и калектазия синецветковая имеют жизненную форму полукустарника с сильно разветвленными и густо облиственными стеблями.

Листья ксанторреевых почти всегда узколинейные, с более или менее развитыми влагалищами при их основании. Как у видов ксанторрей, листья которых достигают в длину 1 м и более, так и у мелколистных акантокарпуса и калектазии старые листья обычно обламываются близ их основания, а влагалища не-

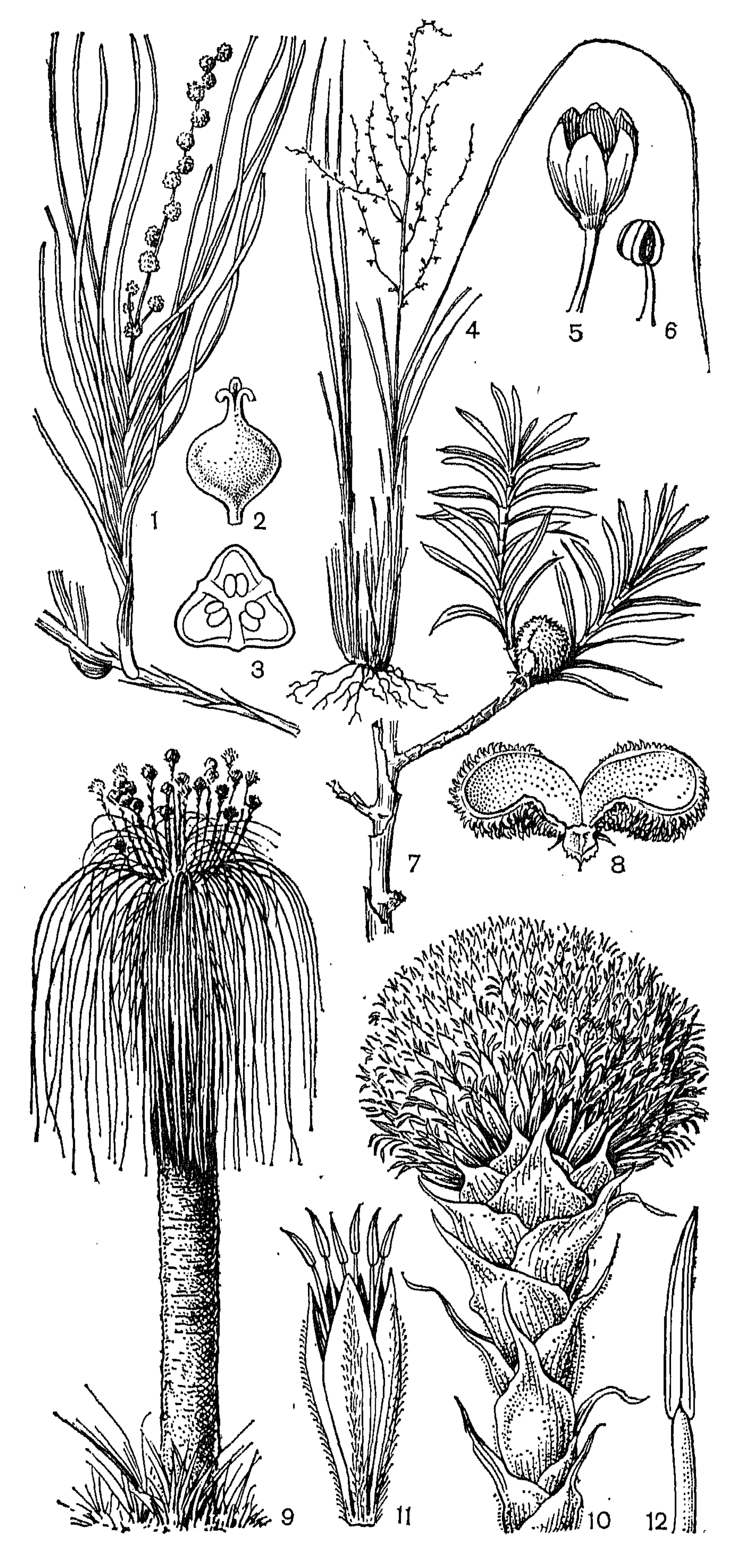


Рис. 76. Ксанторреевые.

Ломандра сизая (Lomandra glauca): *1* — общий вид; *2* — гинецей; *3* — он же на поперечном сечении. Ломандра мелкоцветковая (L. micrantha): *4* — общий вид; *5* — мужской цветок; *6* — тычинка. Акантокарпус Прейса (Acanthocarpus preissii): *7* — ветвь с плодами; *8* — вскрывшийся плод. Кингия австралийская (Kingia australis): *9* — общий вид; *10* — соцветие; *11* — цветок; *12* — тычинка.

которое время еще сохраняются на каудексе или ветвях стебля. Нередко по краю листьев имеются шипиковидные или сосочковидные выросты, а также волоски, особенно обильные близ основания листьев кингии. Существенное систематическое значение имеет форма листьев на поперечном сечении, которая в пределах рода ксанторрея может быть веретеновидной, трехгранной или четырехгранной. У ломандры листья варьируют от плоских и довольно широких до щетиновидно вдоль свернутых, а у *ломандры цилиндрической* (L. cylindrica) и близких к ней видов они цилиндрические. Хвоеподобные листья калектазии, имеющие длину всего 3—15 мм, заканчиваются на верхушке острым шипиком. Парацитные или анемоцитные устьица листьев ксанторреевых часто погружены в борозды, что, как и сильно развитые склеренхимные тяжи, является приспособлением к засушливым условиям обитания.

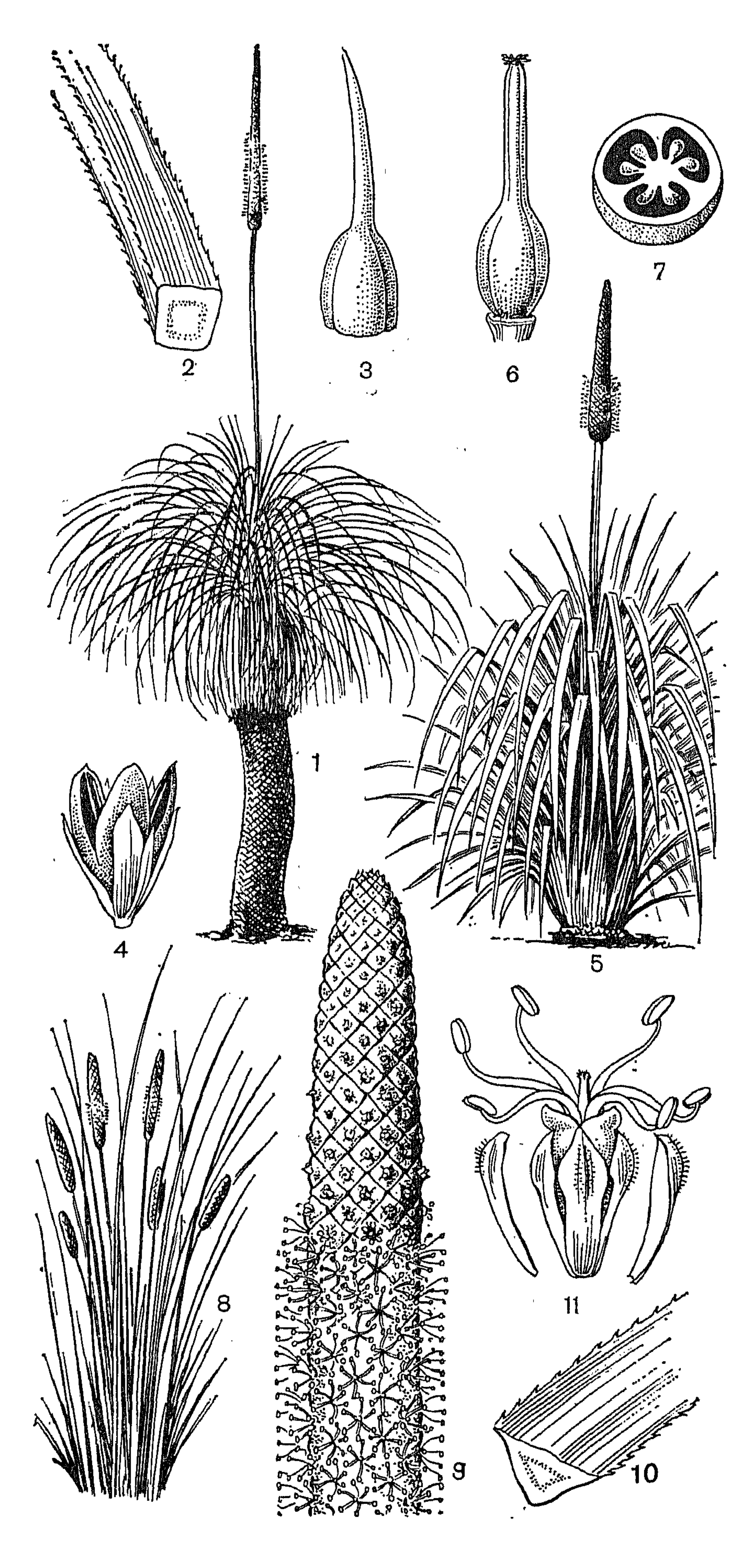


Рис. 77. Ксанторреевые.

Ксанторрея четырехгранная (Xanthorrhoea quadrangulata): *1* — общий вид; *2* — лист на поперечном сечении; *3* — гинецей; *4* — раскрывшийся плод. Ксанторрея смолистая (X. resinosa): *5* — общий вид; *6* — гинецей; *7* — он же на поперечном сечении. Ксанторрея малая (X. minor): *8* — общий вид; *9* — верхняя часть соцветия; *10* — лист на поперечном сечении; *11* — цветок с прицветничками.

Всегда актиноморфные 3-членные обоеполые (у большинства родов) или однополые и тогда двудомные (у видов ломандры) цветки ксанторреевых обычно собраны в соцветия самого различного строения: очень густые цилиндрические колосья у ксанторреи, шаровидные головки у кингии и дазипогона, метелки, кисти или мелкие головки у ломандры и других родов. Хотя цветки в колосьях или головках кажутся сидячими, эти соцветия в действительности являются сложными и образованы спирально расположенными на оси общего соцветия частными цимозными соцветиями в виде пучков сидячих или почти сидячих цветков. Этим объясняется обилие в таких соцветиях прицветникообразных листочков, часть которых может быть верховыми листьями, часть — прицветниками и часть — прицветничками. Крупные одиночные цветки на коротких ножках, выходящих из пазух прикорневых листьев, имеет бакстерия, а у калектазии более мелкие, но также одиночные сидячие цветки расположены на верхушках ветвей и в их развилках. Початкообразные соцветия ксанторрей могут достигать очень большой длины (у ксанторреи смолистой — до 4 и даже 5 м). Мужские и женские соцветия у видов ломандры часто заметно отличаются друг от друга: мужские соцветия обычно крупнее женских, но мужские цветки мельче женских. У видов секции тифопсис (Typhopsis) этого рода, например у *ломандры белоголовчатой* (L. leucocephala), прицветникообразные листочки в соцветии рассечены на многочисленные волоски, окутывающие цветки, подобно цветкам в початкообразных соцветиях рогоза (Typha).

Как уже упоминалось, околоцветник ксанторреевых производит впечатление сухого; обычно он перепончатый или кожисто-перепон-

чатый, иногда при плодах еще более отвердевающий. Его 6 сегментов, расположенные двумя кругами, у видов ксанторреи вполне свободные, но у других родов семейства могут различным образом срастаться между собой. У калектазии синецветковой 6-лопастный отгиб околоцветника окрашен в синий цвет, а нижние части сегментов срослись в довольно длинную и узкую трубку, заостренную к основанию. У дазипогона 3 внешних сегмента срастаются в нижней части в трубку, а более узкие внутренние сегменты остаются свободными. Некоторые виды ломандры, напротив, имеют внешние сегменты свободные, а внутренние почти на половину своей длины сросшиеся. У ксанторреи и некоторых других родов наружные сегменты околоцветника перепончатые и слабо окрашенные, похожие на прицветники, а сегменты внутреннего круга заметно более крупные и окрашены в белый, желтоватый или красноватый цвет, напоминая этим лепестки.

Тычинок 6, расположенных 2 кругами. Пыльники прикреплены к нитям или спинкой (у ксанторреи и некоторых других родов), или более или менее двулопастным основанием (у кингии и калектазии), что является очень существенным систематическим признаком. Тычинки калектазии имеют довольно короткие нити, прикрепленные у основания отгиба околоцветника. У других ксанторреевых нити тычинок обычно более длинные, после распускания цветков отгибающиеся кнаружи и могут быть или до основания свободными, или (у трех внутренних тычинок) срастающимися с основанием внутренних сегментов околоцветника. Пыльники вскрываются интрорзно продольными щелями, но у калектазии пыльца в основном высыпается не через них, а через поры на верхушках обоих гнезд пыльника. Пыльцевые зерна у большинства родов имеют однобороздную оболочку и гладкую поверхность, хотя у некоторых видов ломандры на ней отмечаются мелкие шипики. У акантокарпуса кольцевая бороздка делит зерно пополам. Очень оригинально строение оболочки пыльцевых зерен у бакстерии, где ее поверхность разделена на несколько геометрически правильных пятиугольных или шестиугольных участков.

Гинецей ксанторреевых имеет много общего с другими родственными лилейным семействами. Обычно он образован 3 плодолистиками и имеет 3-гнездную завязь со столбиком, заканчивающимся цельным или трехлопастным рыльцем. У ксанторреи в каждом гнезде завязи имеется от 2 до 8 гемитропных семязачатков, из которых в семя обычно развиваются 1—3. Большинство других родов содержит по одному семязачатку в каждом гнезде, но у калектазии и дазипогона в одногнездной завязи имеются 3 семязачатка,



Рис. 78. Ксанторреевые.

Дазипогон бромелиелистный (Dasypogon bromeliifolius): *1* — общий вид; *2* — цветок; *3* — сегмент внешнего круга околоцветника; *4* — сегмент внутреннего круга околоцветника; *5* — тычинка. Калектазия синецветковая (Calectasia cyanea): *6* — цветущая ветвь; *7* — лист; *8* — цветок; *9* — часть цветка с сегментом околоцветника и тычинкой; *10* — тычинка; *11* — гинецей.

из которых лишь один развивается в семя. Плод большинства ксанторреевых — локулицидная коробочка. Нераскрывающиеся односемянные орешкообразные плоды, одетые сохраняющимся и способствующим распространению диаспор околоцветником, характерны для видов кингии, дазипогона и калектазии. У всех родов семейства остаток столбика сохраняется при зрелом плоде в виде носика, часто немного смещенного в сторону от верхушки плода. У акантокарпуса вскрывающиеся плоды покрыты шипикообразными выростами, вероятно, имеющими защитное значение. Семена ксанторреи имеют блестящую черную оболочку, почти горизонтально расположенный зародыш и небольшой беловатый рубчик на одном из концов. Если они образуются по нескольку в одном гнезде, то они имеют различную величину и форму. У других родов в каждом гнезде развивается только одно семя, обычно имеющее коричневую оболочку, твердый маслянистый эндосперм и прямой или слабо согнутый зародыш.

Выше уже отмечалась существенная роль древовидных видов ксанторреи и кингии в ландшафтах многих районов Австралии. Обычно они встречаются группами на открытых участках австралийской саванны, иногда напоминающих вересковые пустоши северного полушария, или среди зарослей ксерофильных кустарников, так называемого скрэба, реже на обнажениях песчаника и других каменных пород по склонам холмов и гряд. Менее крупные виды — ксанторреи смолистая и малая — растут в более влажных местообитаниях, часто на песчаных и торфянистых пустошах, а иногда даже на болотах. Можно отметить, что, кроме широко распространенного в Австралии названия древовидных ксанторрей — «злаковые деревья», местное население использует для них еще одно название — «черный мальчик» («black boy»), основанием для которого послужило некоторое сходство особей этих растений с темнокожими людьми, несущими на голове пучок травы. Другие роды ксанторреевых обычно также встречаются в саваннах и саванноподобных группировках растительности, лишь редко заходя в разреженные леса. Замечательный своим обликом, а также блестящими синими цветками с ярко-желтыми тычинками, полукустарник калектазия синецветковая обычно растет близ морского побережья на хорошо дренированных почвах песчаных пустошей вместе с другими эрикоидными кустарниками и полукустарниками или видами банксии из семейства протейных. Сильно разветвленные стебли этого вида обычно достигают в высоту лишь 50—60 см.

Биологические особенности ксанторреевых еще недостаточно изучены. По-видимому, все они являются поликарпиками, но могут цвести не каждый год. По способу опыления они принадлежат к числу ветроопыляемых растений, хотя не исключено, что некоторую роль в переносе пыльцы могут играть и короткохоботковые насекомые, поедающие пыльцу или посещающие соцветия в поисках убежища. Неприятный запах, свойственный цветкам ксанторреи Прейса, возможно, привлекает мух. Если у видов ломандры самоопылению препятствует двудомность, то у ксанторреевых с обоеполыми цветками, вероятно, имеет место дихогамия. Так, в цветках калектазии пыльца высыпается из верхушечных пор уже в самом начале цветения или еще в бутоне. Развитие же столбика всегда запаздывает, вследствие чего рыльце оказывается на одном уровне с порами пыльников только тогда, когда пыльцы в них уже нет (протандрия). Однако часть пыльцы может сохраняться на лопастях околоцветника, так что самоопыление у этого вида все же не исключается полностью. В роде ксанторрея отмечается довольно широкое распространение межвидовой гибридизации, что отчасти определяется присутствием у всех изученных видов этого рода одного и того же числа хромосом ($2n = 22$).

У родов ксанторреевых с плодами-коробочками, например у ксанторреи, семена просто выпадают из коробочек во время раскачивания плодоносящих соцветий ветром. В дальнейшем они могут распространяться с помощью временных водных потоков или с комочками почвы на ногах животных. У родов с невскрывающимися односемянными плодами — кингии, дазипогона и калектазии — диаспорами служат плоды, одетые сухим околоцветником, а иногда и прицветниками. Присутствие околоцветника придает диаспорам значительную парусность, и они могут разноситься на большие расстояния. Специализация к анемохории особенно хорошо выражена у калектазии. Ее мелкие односемянные плоды располагаются в нижней части узкой трубки околоцветника на короткой плодоножке. Основание трубки заострено и покрыто жесткими, вверх направленными волосками, что позволяет диаспорам калектазии, подобно диаспорам ковылей, не только закрепляться среди травяной подстилки, но и как бы ввинчиваться в нее или в песок. Однако жизнеспособность семян у этого вида, вероятно древнего реликта, очень низкая.

Несмотря на небольшое количество родов (9), система ксанторреевых все еще недостаточно разработана. Не без оснований некоторые авторы предлагают разделить его на несколько самостоятельных семейств. В последнее время А. Л. Тахтаджян (1980), основываясь на анатомических, палинологических и других данных, делит это семейство на 4 подсемейства: собст-

венно *ксанторреевые* (Xanthorrhoeoideae) с родом ксанторрея; *ломандровые* (Lomandroideae) с родами ломандра, ромнальда, акантокарпус, хамексерос; *кингиевые* (Kingioideae) — кингия и бакстерия и *дазипогоновые* (Dasypogonoideae) с родами дазипогон и калектазия. Следует отметить, что пары родов, составляющие два последних подсемейства, настолько отличаются друг от друга по внешнему облику и другим признакам, что каждое из этих подсемейств может быть разделено на две монотипные трибы.

Хозяйственное значение ксанторреевых невелико. Многие из них, несмотря на жесткость листьев, могут использоваться в качестве кормовых растений для скота, однако некоторые виды ксанторреи и ломандры токсичны и вызывают расстройства органов движения. Древесина древовидных видов этого семейства служит строительным материалом и идет на различные поделки. Выделяемую ксанторреями смолу местное население использует для изготовления лака, но не очень высокого качества. Особенно известна в этом отношении желтая смола ксанторреи смолистой. Она имеет острый вкус и горит с приятным бензойным запахом. В меньшем количестве используют коричневую или красную смолу других ксанторрей. Смолу их применяют также в виде клея. У аборигенов Австралии ножки соцветий ксанторрей шли на изготовление копий, наконечники к которым приклеивали этой смолой. Древовидные виды ксанторреевых очень декоративны и, несомненно, заслуживают широкого введения их в культуру в садово-парковых хозяйствах наряду с юкками, драценами, агавами и дориантесом. Не менее ценное декоративное растение — калектазия синецветковая, которую часто считают одним из красивейших растений Австралии. К сожалению, биологические особенности всех этих видов изучены слабо, а потому возможности введения их в культуру очень ограничены.

СЕМЕЙСТВО АФИЛЛАНТОВЫЕ (APHYLLANTHACEAE)

К семейству афиллантовых относится один род *афиллантес* (Aphyllanthes), единственный представитель которого — *афиллантес монпельенский* (A. monspeliensis, рис. 79) — обитает в странах Западного Средиземноморья: на Пиренейском полуострове (кроме северо-западных районов Кантабрийского нагорья), на Балеарских островах, в Южной Франции, в Северной Италии (Пьемонт, Лигурия) и на острове Сардиния. В 1943 г. итальянские ботаники В. Джакомини и Н. Ариетти обнаружили афиллантес в Итальянских Альпах в окрестности города Брешиа (Ломбардия). На Африканском континенте афиллантес встречается в Марокко и Алжире.

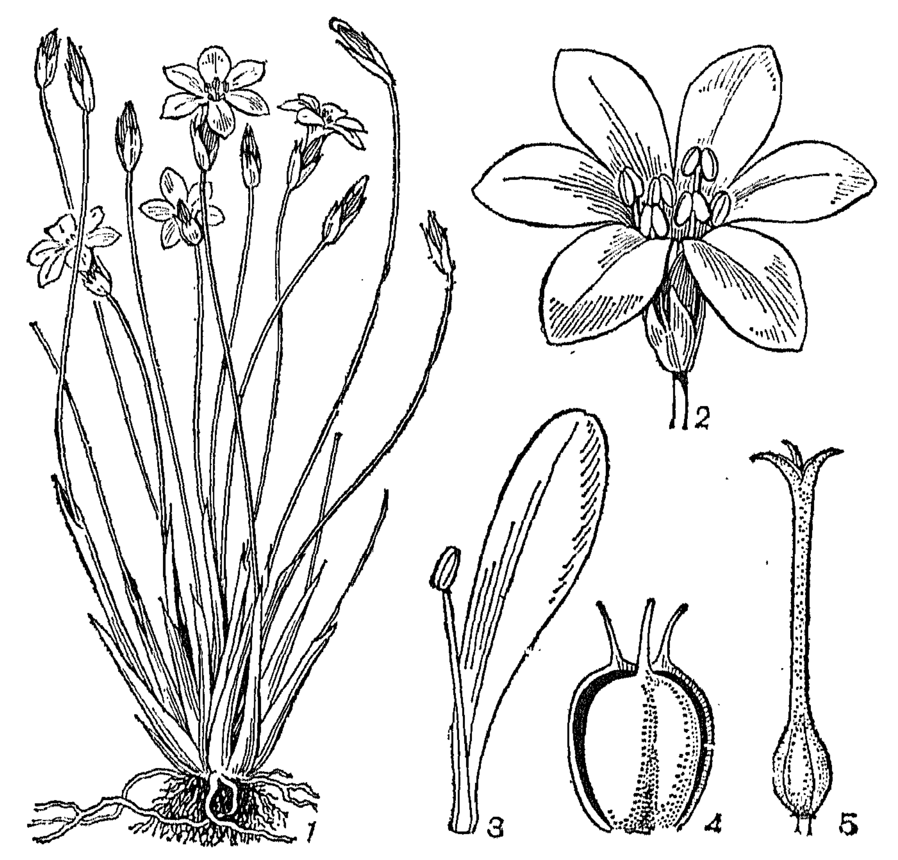


Рис. 79. Афиллантес монпельенский (Aphyllanthes monspeliensis):

1 — общий вид; 2 — цветок (гинецей удален); 3 — тычинка с сегментом околоцветника; 4 — плод; 5 — гинецей.

Растет афиллантес монпельенский на каменистых и скалистых сухих почвах и, наряду со злаками, осоками, некоторыми представителями семейств губоцветных (видами розмарина, тимьяна, лаванды) и ладанниковых, является одним из главных компонентов растительности средиземноморской гарриги. В европейском Средиземноморье афиллантес широко распространен на высотах от 500 до 1200 м над уровнем моря, но никогда не встречается в прибрежных районах. В Северной Африке, в Атласских горах Марокко, афиллантес растет в кустарниках и на открытых местах горного леса вплоть до высоты 2700 м над уровнем моря.

Афиллантовые — многолетние травы с коротким симподиальным корневищем, характеризующимся вторичным ростом. Многочисленные жесткие, высотой 20—50 см, тонкие, ребристые, безлистные стебли являются единственным фотосинтезирующим органом растения. Сильно редуцированные двурядные пленчатые листья длиной 3—8 см собраны у основания стеблей и превращены в красновато-коричневые нефотосинтезирующие защитные органы. Сосуды только в корнях, членики их с простой перфорацией. Каждый стебель несет на своей верхушке редуцированное головчатое соцветие с 1, реже 2—3 цветками. Соцветие окружено 5 красновато- или желтовато-коричневыми перепон-



Рис. 80. Гангуана малайская (Hanguana malayana): *1* — общий вид; *2* — часть соцветия; *3* — женский цветок; *4* — плод.

чатыми прицветниками, расположенными черепитчато в 2 ряда. Цветки обоеполые, актиноморфные, диаметром 2,5 см, ярко-синие или фиолетово-голубые, с темными прожилками, редко белые. Околоцветник из двух 3-членных кругов, венчиковидный; сегменты околоцветника одинаковые, у основания сросшиеся в трубку. Тычинок 6, расположенных в 2 круга (3 короткие и 3 более длинные) и прикрепленных тонкими нитями к нижней части сегмента околоцветника. Пыльники маленькие, интрорзные; оболочка пыльцевых зерен более или менее спирапертурная, очень сходна с оболочкой пыльцевых зерен ломандры Эндлихера (Lomandra endlicheri) из семейства ксанторреевых. Гинецей синкарпный, с нитевидным столбиком, заканчивающимся 3-лопастным рыльцем; завязь верхняя, 3-гнездная, с одним базальным анатропным семязачатком в каждом гнезде. Плод — перепончатая локулицидная коробочка с 3 овальными семенами, покрытыми черной мелкоморщинистой кожурой.

Цветет афиллантес в апреле — июле; опыляется насекомыми, главным образом пчелами и дневными бабочками, которых привлекает яркая окраска цветков. В открытом цветке афиллантеса пыльники трех более длинных тычинок находятся чуть выше лопастей рыльца, а три короткие тычинки более или менее ниже длинного столбика, и в начале цветения пыльники не касаются рыльца. Если по какой-либо причине не произошло перекрестного опыления, то не исключена контактная автогамия, так как, отцветая, сегменты околоцветника смыкаются и тычинки склоняются к рыльцу.

Снабженный тремя шиповидными выростами плод афиллантеса, скорее всего, распространяется зоохорно.

Практического значения афиллантес монпельенский почти не имеет.

СЕМЕЙСТВО ГАНГУАНОВЫЕ (HANGUANACEAE)

Семейство включает один род *гангуана* (Hanguana), представленный одним видом — *гангуана малайская* (H. malayana, рис. 80), распространенным на Шри-Ланке, Малайском архипелаге, острове Палау и на севере Австралии.

Гангуана — многолетнее травянистое растение с высоким прямостоячим жестким стеблем и длинным ползучим или плавающим корневищем. Среди представителей рода встречаются водные формы, растущие на болотах или в медленно текущей воде, и наземные формы, обитающие во влажных лесах. Листья большей частью прикорневые, на длинных черешках. Цветки мелкие, зеленые или желтые, собранные в метелки, с крупными брактеями, актиноморфные, двудомные. В женских и мужских цветках околоцветник чашечковидный, остающийся, из 6 свободных, расположенных в два круга сегментов. В мужских цветках 6 тычинок, сросшихся у основания с околоцветником. Пыльники маленькие, прикрепленные основанием, вскрывающиеся интрорзно продольной щелью. В женских цветках 6 стаминодиев (3 более крупных и 3 мелких, лишенных пыльников). Гинецей синкарпный, из 3 плодолистиков, с 3 широкими сидячими рыльцами, в каждом гнезде завязи по одному семязачатку. В мужских цветках завязь рудиментарная. Плод ягодообразный, мясистый, с толстыми стенками, с 1—3 семенами. Семена имеют толстую кожуру, обильный эндосперм и маленький зародыш.

Гангуановые — энтомофильные растения. Верхняя часть рыльца четко выделяется коричневой окраской, которая привлекает насекомых. В мужских цветках эту роль выполняют нектарники, атрофированные в женских цветках. Водные и наземные формы гангуаны различаются главным образом по размеру. Водные формы, кроме прикорневых листьев, имеют также почти сидячие стеблевые листья. Водные растения более мощные, длина стебля иногда достигает 2 м.

От основания стебля отходят длинные побеги, которые на верхушке развиваются в новое растение, в свою очередь также дающее побеги, часто образуя большую плотную непроница-

мую массу. Части этой массы могут отделяться течением воды от материнского растения и образовывать «плавающие острова». Способность плавать обусловлена наличием многочисленных воздухоносных полостей у растения. Свежее корневище длиной 50 см, диаметром 10 см имеет массу 1,5 кг. Наземные формы, как правило менее мощные, с немногочисленными короткими и слабыми побегами, не образуют плотные массы, так как после образования цветков только один столон развивается в новое растение, на некотором расстоянии от материнского. На гангуановых болотах гангуана часто подавляет другие виды растений за исключением некоторых орхидных.

Жители Новой Гвинеи употребляют в пищу стебли и побеги водных форм гангуаны.

СЕМЕЙСТВО СПАРЖЕВЫЕ (ASPARAGACEAE)

В семействе 25 родов и около 550 видов, большинство из которых распространено в северном полушарии, в тропической и Южной Африке и на Мадагаскаре; лишь немногие представители спаржевых встречаются в Центральной Америке, на островах Малайского архипелага, а также в Австралии и Тасмании.

Спаржевые преимущественно многолетние, нередко вечнозеленые травы или кустарнички, редко кустарники, иногда лианы. Все представители семейства имеют корневища, обычно густо покрытые придаточными корнями. Сосуды большей частью только в корнях и обычно с лестничной перфорацией, но у *данаи* (Danaë) сосуды с лестничной перфорацией имеются и в стеблях, а у *семелы* (Semele) и *спаржи* (Asparagus) сосуды в корнях с простой перфорацией, в то время как в стеблях перфорация лестничная.

Листья приземные (базальные) или расположены по всему стеблю (большей частью очередные, реже супротивные и мутовчатые), с параллельным или дугонервным жилкованием, часто с влагалищным основанием, сидячие или редко с черешками. Листья у представителей подсемейства *иглицевых* (Ruscoideae) и собственно *спаржевых* (Asparagoideae) недоразвитые, в виде мелких пленчатых чешуй, из пазух которых развиваются особые ассимиляционные листовидные органы (видоизмененные побеги) — филлокладии или кладодии.

Цветки у спаржевых некрупные или мелкие, с прицветниками, пазушные или верхушечные, одиночные или чаще образуют кистевидные, колосовидные, а иногда зонтиковидные соцветия. У большинства видов цветки обоеполые, реже однополые, обычно функционально мужские или функционально женские, двудомные или однодомные. Они обычно 3-членные, реже 2- или 4-членные. Сегменты околоцветника более или менее сросшиеся, реже почти свободные. Тычинок обычно 6, реже 3 или 4 и очень редко 8 или 12. Тычиночные нити обычно срастаются с сегментами околоцветника на разных уровнях, редко тычинки срастаются по всей длине в колонку (у иглицевых). Пыльники прикреплены к нити основанием или спинкой, большей частью интрорзные, реже полуэкстрорзные или экстрорзные. Пыльцевые зерна однобороздные. У некоторых представителей семейства имеются септальные нектарники, реже петальные нектарники (у видов *диспорума* — Disporum). Гинецей большей частью из 3 плодолистиков, реже из 4 или 2, синкарпный (только у данаи — с неполными перегородками). Завязь преимущественно верхняя (за исключением родов *пелиосантеса* — Peliosanthes и *офиопогона* — Ophiopogon, у которых она полунижняя или почти нижняя). Семязачатков в каждом гнезде 2, редко 1 или несколько; они ортотропные, гемитропные или анатропные (спаржа).

Плод обычно ягода, и только у офиопогона, *лириопы* (Liriope) и пелиосантеса плод переходный между ягодой и коробочкой, обычно с 1—2 или несколькими шаровидными семенами. Семена с эндоспермом и недифференцированным зародышем, у некоторых видов *купены* (Polygonatum) и *майника* (Maianthemum) семена имеют ариллусовидные образования.

Семейство спаржевые в принятом здесь более широком его понимании включает 3 подсемейства: ландышевые, иглицевые и собственно спаржевые (А. Л. Тахтаджян, 1980). Некоторые современные ботаники, как X. Хубер (1969) и М. Дальгрен (1980), считают их самостоятельными семействами.

Представители подсемейства *ландышевых* (Convallarioideae) — некрупные многолетние травы, встречающиеся почти по всему ареалу семейства, за исключением Африки. Листья у них сравнительно крупные, приземные или стеблевые. Цветки почти всегда обоеполые, средних размеров, обычно собраны в кистевидные или колосовидные соцветия, редко одиночные. Околоцветник колокольчатый, трубчатый, почти полушаровидный, реже другой формы. Тычинок 4, 6, 8 или 12; тычиночные нити свободные. Завязь верхняя, редко полунижняя или почти нижняя, обычно 3-гнездная, редко 2- или 4-гнездная. Ландышевые — самое большое подсемейство среди спаржевых. В него входят 5 триб: *аспидистровые* (Aspidistreae), *пелиосантовые* (Peliosantheae), *офиопогоновые* (Ophiopogoneae), *купеновые* (Polygonateae) и собственно *ландышевые* (Convallarieae).

Самыми своеобразными по строению цветка (нередко также и по строению соцветий) и относительно наиболее примитивными являются

представители трибы *аспидистровых*, которых японский ботаник Т. Накаи (1936) выделял в самостоятельное семейство *аспидистровые* (Aspidistraceae). Они распространены в Гималаях и в Восточной и Юго-Восточной Азии. Это вечнозеленые многолетние травы, обычно с толстым корневищем и приземными листьями. Цветки в колосовидных или кистевидных соцветиях, иногда одиночные. Околоцветник мясистый, из 6—8 (редко 12) сросшихся сегментов. Число тычинок равно числу сегментов околоцветника; пыльники почти сидячие. Столбик короткий, рыльце большей частью щитовидное или широко-трех-лопастное. В трибе аспидистровых 6 родов. Наиболее известный род этой трибы — *аспидистра* (Aspidistra, около 11 видов, рис. 81), произрастающая в Восточных Гималаях, Юго-Западном и Южном Китае, на островах Хайнань и Тайвань, а также в Индии (Верхний Ассам) и в Северном Вьетнаме. Виды аспидистры обитают по склонам ущелий, на тенистых скалах, в лесах, в горах, главным образом в нижнем и среднем поясах на высоте от 300 до 1800 м над уровнем моря. Некоторые виды (особенно *аспидистра высокая* — A. elatior) широко распространены в культуре, их выращивают как комнатные растения, применяют для озеленения помещений, а в условиях теплого климата сажают в садах и парках. Как и у остальных видов, корневище аспидистры высокой мясистое, толщиной 1—1,5 см и жесткое. Оно состоит из коротких междоузлий, несущих бледные чешуевидные листья. В пазухах каждого из них образуется по одному цветку, сидящему на короткой цветоножке. Цветки распускаются весной. Опыление аспидистры высокой было изучено еще известным итальянским ботаником Ф. Дельпино (1875). Некрупные, преимущественно зеленовато-красные, мясистые, неприятно пахнущие цветки почти лежат на земле. Широкое зонтиковидное складчатое рыльце закрывает вход в полушаровидный околоцветник. Мелкие короткохоботковые мухи, садясь на цветок, сначала попадают на большое рыльце, затем сползают по его складкам на стенки околоцветника и попадают на дно цветка. Некоторое время они остаются в цветке, возможно, находят там приют в прохладную погоду (Э. Лёв, 1895), а может быть, просто не могут сразу вылезти, так как выход из цветка закрыт рыльцем. Выползая по стенкам между расположенными в нижней части околоцветника пыльниками, они вымазываются пыльцой и затем, перелетая на другой цветок, совершают перекрестное опыление. Э. Лёв полагал, что в плохую погоду, когда мало насекомых, их заменяют улитки. Однако, по мнению других авторов, улитки являются скорее лишь случайными опылителями.

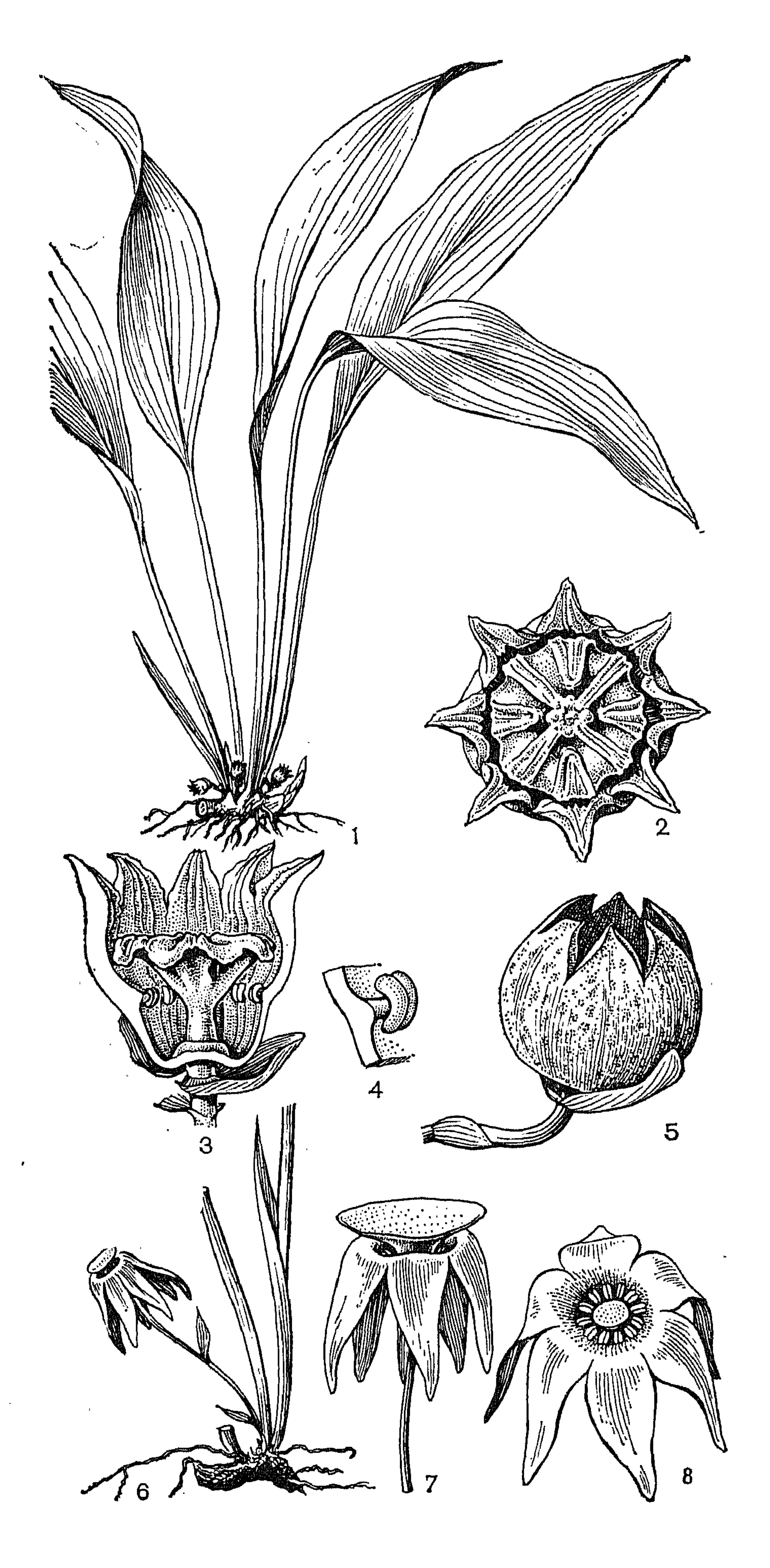


Рис. 81. Спаржевые.

Аспидистра высокая (Aspidistra elatior): *1* — общий вид; *2* — цветок (вид сверху); *3* — продольный разрез цветка; *4* — тычинка. Аспидистра типичная (A. typica): *5* — бутон. Эврардиелла двенадцатитычиночная (Evrardiella dodecandra): *6* — нижняя часть растения; *7* — цветок (вид сбоку); *8* — цветок.

К аспидистре близок монотипный и своеобразный род *эврардиелла* (Evrardiella), произрастающий во Вьетнаме, в горах Чыонгшон (Аннам) (рис. 81).

На островах Японии, на полуострове Корея и во многих провинциях континентального Китая встречается относящийся к аспидистровым монотипный род *родея* (Rhodea). *Родея японская* (R. japonica) отличается красивыми темно-зелеными приземными листьями. Весной, в мае — июне, появляется невысокий цветонос с колосовидным соцветием и с бледно-желтыми цветками. Столбик у родеи короткий, с неясно 3-раздельными округлыми лопастями. Ягоды красные, шаровидные, односемянные. Родея — декоративное растение, особенно распространенное с древних времен в Японии и Китае. В листьях родеи обнаружены гликозиды карденолидной природы и другие вещества, обладающие высокой кардиотонической активностью. В лесах Восточных Гималаев, Юго-Западного Китая и Индокитая произрастают 9 видов еще одного рода аспидистровых — *кампиландры* (Campylandra), у которой цветки собраны в короткий колос с хорошо заметными длинными, острыми, линейно-ланцетными прицветниками, по размерам в несколько раз превосходящими цветки. К кампиландре и родее весьма близок род *тупистра* (Tupistra), насчитывающий около 15 видов, обитающих в Гималаях, Бирме, Индии (штаты Ассам, Манипур), Юго-Западном и Южном Китае, на полуострове Малакка и острове Суматра. Виды тупистры произрастают в тенистых лесах и в зарослях кустарников (на высоте 600—1500 м над уровнем моря). Цветки коротко колокольчатые, их рыльца с расширенными лопастями. Тупистры — декоративные растения.

В трибу *пелиосантовых* входит один род — *пелиосантес* (Peliosanthes), отличающийся формой завязи и строением плода. В роде пелиосантес около 10 близких видов, объединяемых Дж. Джэссопом (1976) в один вид. Они распространены в Восточных Гималаях, в Южном и Юго-Восточном Китае, на островах Хайнань и Тайвань, в Индии, Бангладеш, Бирме, Индокитае, на полуострове Малакка, островах Малайского архипелага. Произрастают преимущественно в дождевых лесах, от равнины до 300—1600 м над уровнем моря, иногда поселяются на скалах и часто близ воды. Пелиосантесы (рис. 82) — многолетние вечнозеленые растения с более или менее коротким корневищем. Приземные листья от линейных до продолговато-яйцевидных, постепенно переходящие в длинный черешок. Мелкие цветки на цветоножках собраны по одному или нескольку в пазухах прицветников в более или менее длинное, сравнительно тонкое, кистевидное соцветие с редкими чешуевидными листьями при основании. Околоцветник мясистый, в нижней части с конусовидной трубкой, часто приросшей к завязи, разнообразный по окраске — серо-голубой, иногда белый, фиолетовый, пурпурный. Андроцей из 6 тычинок с очень короткими нитями, прикрепленными к трубке околоцветника. Завязь полунижняя или почти нижняя. Рыльце сидячее. Плод ягодообразный, близкий к коробочке, рано растрескивающийся и освобождающий семена, которые затем развиваются вне плода. Семена обычно голубые, твердые, с мясистой оболочкой.

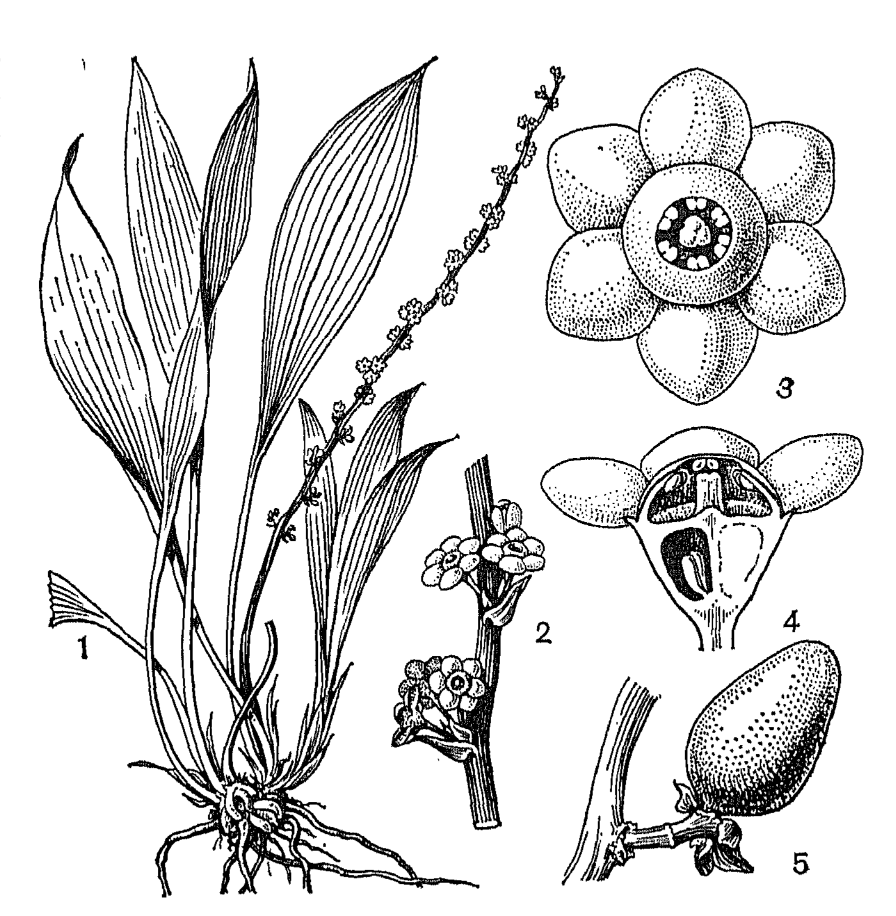


Рис. 82. Пелиосантес тэта (Peliosanthes teta):
1 — общий вид; *2* — часть соцветия; *3* — цветок (вид сверху); *4* — разрез цветка; *5* — плод.

К трибе *офиопогоновых* относятся 2 рода — лириопа и офиопогон, распространенные в Гималаях и Восточной Азии. Это небольшие многолетние травы с линейными и ланцетными длинными приземными листьями. Корневища с несколькими клубневидными корнями, иногда со столонами. Цветки расположены на цветоносе в пучках по 3—8, реже одиночные и образуют обычно кистевидное соцветие. Сегменты околоцветника широко открытые; у офиопогона околоцветник внизу образует короткую трубку, сросшуюся с завязью; завязь полунижняя или нижняя; 6 свободных тычинок; столбик с маленьким 3-раздельным рыльцем. Плод офиопогоновых отличается характером вскрытия перикарпия. Околоплодник скоро разрушается и открывает мясистые красные семена, в распространении которых большую роль играют птицы.

В роде *лириопа* (Liriope) 8 видов, произрастающих в Японии, на полуострове Корея, в континентальном Китае, на острове Тайвань, во Вьетнаме и на Филиппинах. Виды лириопы обитают на равнинах и у подножий холмов, преимущественно по тенистым склонам и берегам рек, в горах встречаются до высоты 1400—2300 м. У лириопы голубоватые, фиолетовые или бледно-сиреневые цветки с колесовидным околоцветником, собранные в кистевидное соцветие. В бутоне (рис. 83, *2*) нити тычинок прямые, почти равные по длине столбику, и незрелые пыльники и рыльце находятся почти на одном уровне. По мере распускания цветка нити поворачиваются в одну сторону и как бы слегка полегают. В таком положении открытые пыльники не соприкасаются с рыльцем. Опыление может происходить только при участии насекомых-опылителей. Под конец цветения тычиночные нити слегка выпрямляются и пыльники располагаются почти на одном уровне с рыльцем. В это время может произойти самоопыление. Лириопа встречается в культуре во многих странах, особенно в Японии и Китае. Как декоративные преобладают 3 вида — *лириопа колосистая* (L.spicata, табл. 21, *1*), близкий к ней вид *лириопа злаколистная* (L. graminifolia) и *лириопа мускари* (L. muscari). В нашей стране лириопу используют для бордюров в садах и парках Черноморского побережья Кавказа. Ее можно выращивать и как горшечную культуру на севере страны. Сладкие ароматные клубни лириопы колосистой и лириопы злаколистной употребляют в медицине в Японии, Китае и Индокитае.

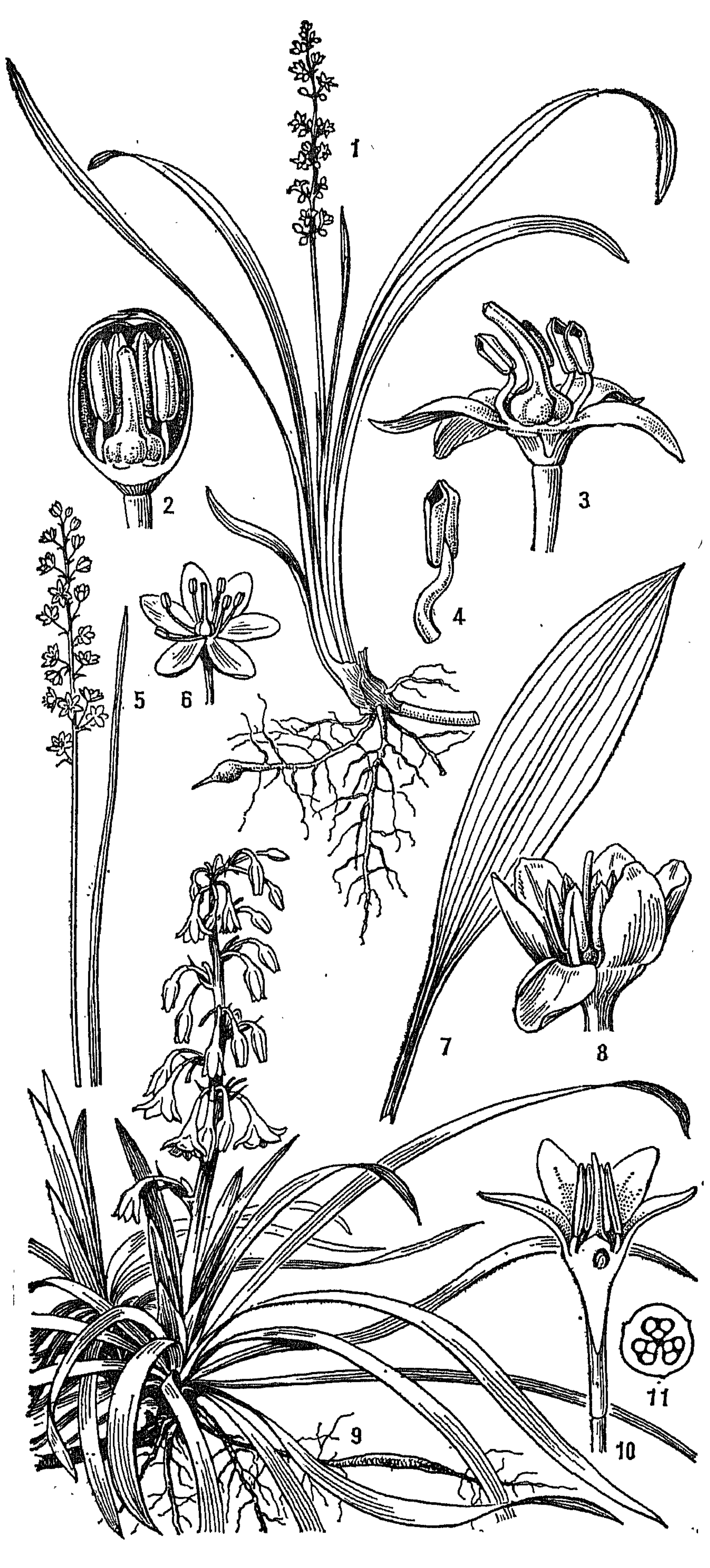


Рис. 83. Спаржевые.

Лириопа колосистая (Liriope spicata): *1* — общий вид; *2* — бутон; *3* — цветок (с частью удаленных сегментов); *4* — тычинка. Лириопа ганьсуйская (L. kansuensis): *5* — соцветие и лист; *6* — цветок. Офиопогон тонкинский (Ophiopogon tonkinensis): *7* — лист; *8* — цветок. Офиопогон ябуран (O. jaburan): *9* — общий вид; *10* — цветок в разрезе; *11* — поперечный разрез завязи.

В близком к лириопе роде *офиопогон*, или *змеебородник* (Ophiopogon), насчитывается 50 видов, из которых 33 встречаются в Китае. Возможно, что число видов несколько преувеличено, так как для офиопогонов характерна большая изменчивость признаков, и некоторые формы или разновидности были описаны в качестве видов. Представители рода офиопогон произрастают в Тибете, Гималаях, Индии (Ассам, Манипур), в континентальном Китае (за исключением Северного) и на острове Хайнань, в Северном Вьетнаме, Северном Таиланде, Японии и Малезии. Офиопогоны широко используются в субтропических районах как бордюрные и почвопокровные растения. Наиболее часто встречаются *офиопогон ябуран* (O. jaburan, рис. 83, *9*) и *офиопогон японский* (O. japonicus). Особую роль в качестве декоративных растений играют их пестролистные формы. В Японии и Китае офиопогон японский применяют в качестве лекарственного растения.

Триба *купеновых* содержит 8 родов. Представители большинства из них имеют облиственный стебель. Цветки у них пазушные, одиноч-

ные или в пучках, реже в полузонтиках или метелках. Сегменты околоцветника почти свободные или сросшиеся. Тычинок 6 или 4, семязачатков обычно много. Плод — ягода. Ареал родов не ограничен Восточной Азией, как у предыдущих триб, а более обширен: он заходит в умеренную и частично в тропическую зону обоих полушарий. Среди купеновых наименее продвинуты 3 рода — диспорум, *стрептопус* (Streptopus) и *клинтония* (Clintonia).

В роде *диспорум* (Disporum) известно 20 видов, распространенных в Гималаях, Восточной и Юго-Восточной Азии и в Северной Америке (в Кордильерах и в восточной части). Они растут во влажных горных лесах, по холмам и склонам гор до 3000 м над уровнем моря. Диспорумы характеризуются тонкими ползучими корневищами, маловетвистыми стеблями и продолговатыми или яйцевидными, почти сидячими листьями. Кремово-белые или зеленоватые, реже розовые цветки диспорума с околоцветником из свободных сегментов расположены в пазухах листьев на концах побегов по одному или по 2—5 на длинных цветоножках. Преобладают две формы околоцветника: воронковидная и чашевидная, им соответствуют разные способы опыления (Ф. Утех и Ш. Кавано, 1976). Воронковидная форма цветков рассматривается авторами на примере *диспорума сидячего* (D. sessile). У него цветки относительно большие, длиной 2—3 см, основание сегментов слегка мешковидной формы (рис. 84, *3*, *4*). В нижней части сегментов находятся базальные петальные нектарники. Постоянный опылитель цветков этого вида — крупная одиночная пчела. Подлетая к цветку снизу, она сначала задевает выступающее из цветка рыльце, а затем легко раздвигает свободные сегменты околоцветника и при этом прижимает 3-раздельное рыльце и садится «верхом». Касаясь пыльников мохнатой головой и грудью, пчела сметает с них пыльцу. Длинным хоботком она достигает нектарников, расположенных сравнительно глубоко в мешковидном основании сегментов околоцветника. Покидая цветок, пчела «пятится» между сегментами и пыльниками и опять обильно вымазывается пыльцой, теперь уже лапками и нижней частью брюшка. Перелетая на другой цветок, она опускается на рыльце и производит перекрестное опыление. Движения пчелы быстрые: на один цветок она тратит примерно 6 секунд. *Диспорум смилациновый* (D. smilacinum) — пример цветков с чашевидным околоцветником. Благодаря относительно открытым нектарникам при основании сегментов околоцветника и открытому венчику его цветок посещают более многочисленные неспециализированные посетители, часть из которых является и опылителями. Кроме того, открытый

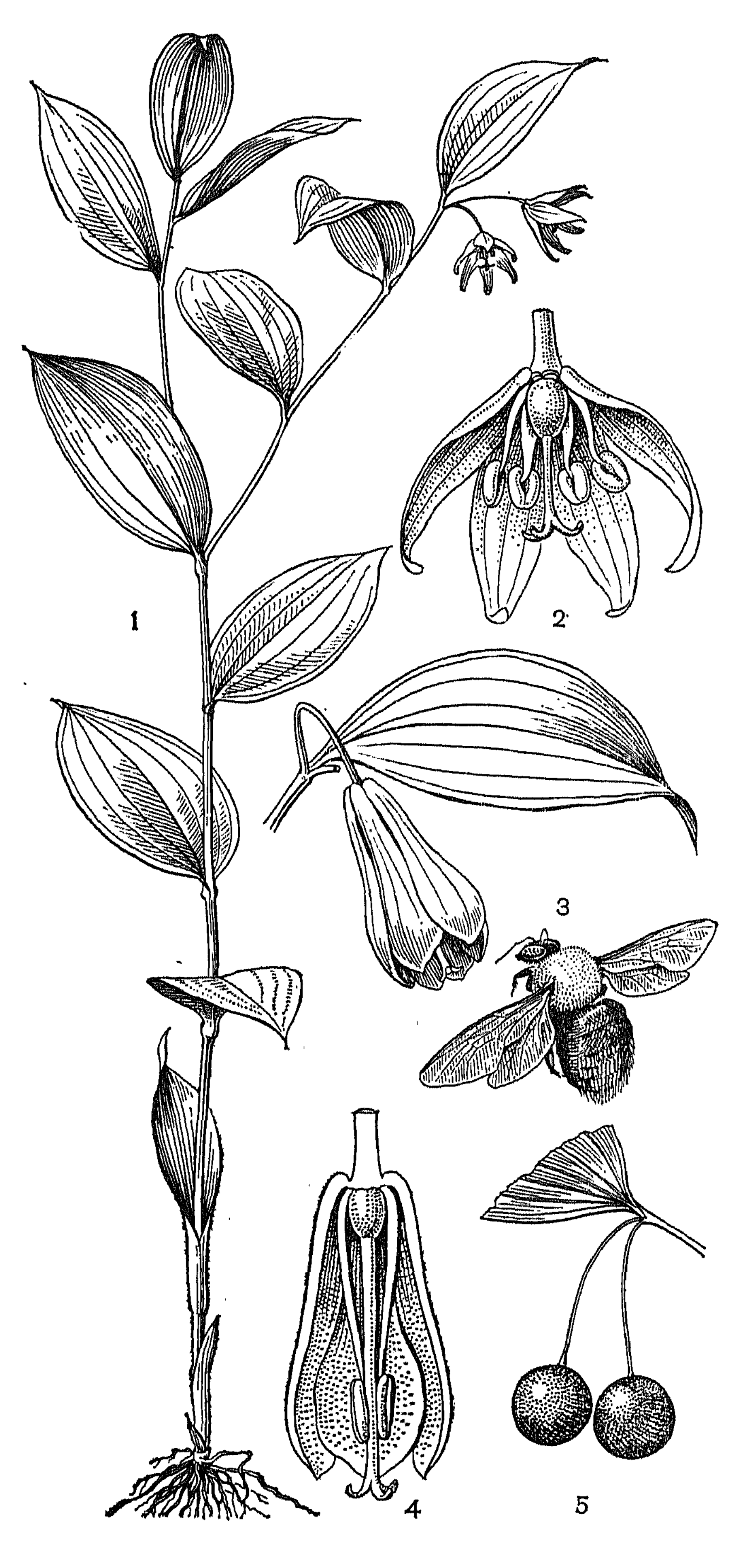


Рис. 84. Диспорум (Disporum).

Диспорум зеленоватый (D. viridescens): *1* — общий вид; *2* — цветок. Диспорум сидячий (D. sessile): *3* — цветок с опылителем — пчелой из рода ксилокопа (Xylocopa); *4* — продольный разрез цветка; *5* — плоды.

венчик способствует ветроопылению и, возможно, самоопылению. Несколько видов диспорума изредка используются в качестве декоративных растений и выращиваются в ботанических садах и парках.

Представители рода *стрептопус* (Streptopus), объединяющего 9 видов, обитают, как и многие купеновые, в Гималаях, Восточной Азии и Северной Америке, а также в умеренной зоне Средней и Южной Европы. Стрептопусы — многолетние травы высотой от 10 до 120 см с мало разветвленным облиственным стеблем. Листья многочисленные, сидячие или стеблеобъемлющие, от яйцевидных до продолговато-ланцетных, с острой верхушкой и густой сетью жилок. Цветки расположены по 1—2 в пазухах стеблевых листьев на тонких, у середины более или менее скрученных цветоножках; иногда они прижаты к расположенному выше междоузлию, так что кажутся сидячими или приросшими к следующему выше расположенному очередному листу. Красный или розовый, реже зеленовато-желтый околоцветник состоит из 6 продолговатых или ланцетных сегментов, свободных или сросшихся. Тычинки в 2—3 раза короче околоцветника, их нити расширены, иногда с шиловидным концом. Столбик нитевидный, с раздельным или почти цельным тупым рыльцем. Завязь 3-гнездная, с многочисленными семязачатками. Плод — многосемянная продолговатая или почти шаровидная красная ягода. Стрептопусы растут в густых сырых лесах и среди кустарников, у ручьев и ключей. Самый большой ареал имеет *стрептопус стеблеобъемлющий* (S. amplexifolius), произрастающий в Средней и Южной Европе (в Альпах на высоте 750—2300 м), в Восточной Сибири, на Дальнем Востоке СССР, в Японии и в Северной Америке (от Аляски и полуострова Лабрадор до Калифорнии). Корневище у него короткое, покрытое толстыми корнями. Околоцветник воронковидный. Молодые растения съедобны и имеют запах огурцов. В Советском Союзе в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке обитает *стрептопус стрептопусовидный*, или *аянский* (S. streptopoides), обладающий нитевидным ползучим корневищем, которое ежегодно дает одногодичный стебель. Околоцветник у него звездчатый. В горных лесах Северной Америки широко распространен *стрептопус розовый* (S. roseus), корневище которого иногда бывает со столонами. Стрептопусы — декоративные растения, они пригодны для озеленения тенистых влажных мест в парках.

Род *клинтония* (Clintonia), как и два предыдущих рода, характеризуется разорванным ареалом, но в отличие от них имеет центр распространения видов в Северной Америке: здесь встречается 4 вида, а в Гималаях и Восточной Азии — всего 2 очень близких вида, часто объединяемых в один — *клинтонию удскую* (Clintonia udensis). Клинтонии мезофиты. Это обычные растения темнохвойных, реже смешанных лесов таежных и широколиственных зон; в Гималаях они встречаются на высоте 2500—3800 м. Растения имеют тонкие ползучие корневища, от которых отходят 2—6 приземных широких обратнояйцевидных листьев. Цветки одиночные или собраны в зонтиковидное соцветие или кисть. Воронковидный околоцветник разделен до основания на 6 ланцетных сегментов. Клинтонии — декоративные растения. Белые, как фарфоровые, цветки клинтонии удской и своеобразная форма листьев делают ее очень привлекательной.

В подсемействе ландышевых самый большой род — *купена* (Polygonatum). В него входит около 50 видов, распространенных в умеренных районах Евразии и Северной Америки, в горных районах субтропиков, реже тропиков Китая и Индокитая. Наибольшее видовое разнообразие купен в Восточной Азии (в Китае 31 вид). В СССР встречаются около 17 видов купен. Для купены характерны симподиальные узловатые корневища с похожими на печати круглыми вдавленными рубцами на местах отмерших годичных побегов (рис. 85, *6*) — отсюда второе, народное название рода: «соломонова печать». Стебель у купен очень разной высоты, от 2,5—5 см у гималайско-китайской *купены Хукера* (P. hookeri, 85, *9*) до 2 м и более. Некоторые виды купен с лазающими стеблями. Листья очередные, супротивные или мутовчатые, от линейных до широкоэллиптических, иногда с усиками. Расположенные в пазухах листьев, одиночные или собранные в малоцветковые кисти, цветки белые, желтые, розовые или фиолетовые, со сросшимися при основании цветоножками. Сегменты околоцветника сросшиеся; околоцветник трубчатый или колокольчатый, лопасти отгиба короче, чем трубка. Тычиночные нити приросшие к околоцветнику до половины своей длины и больше. Пыльники стреловидные, качающиеся, интрорзные. Плод — шаровидная ягода с 1—2 семенами. Цветки купен опыляются главным образом шмелями, пчелами, иногда бабочками. Насекомые посещают их из-за обильного нектара, выделяемого септальными нектарниками.

Среди купен с очередными листьями, белыми цветками и темно-синими ягодами наиболее известны широко распространенные евразиатские виды *купена душистая*, или *лекарственная* (P. odoratum), и *купена многоцветковая* (P. multiflorum). Цветки купены душистой, обладающие запахом горького миндаля, очень богаты нектаром, но из-за сравнительно длиннотрубчатого околоцветника он доступен только длин-

кохоботковым шмелям. Замечено, что у растений, произрастающих в Альпах, трубка околоцветника внизу часто бывает прокушена шмелями, которые похищают нектар, а в проделанные отверстия за нектаром проникают и другие насекомые. Иногда в соцветиях купены встречаются цветки с неразвитым гинецеем, со столбиком вдвое короче, чем у нормальных цветков (функционально мужские цветки), а иногда и совсем без гинецея (мужские цветки). У купены многоцветковой цветки собраны в пазухах листьев по 2—5, у них менее длинная трубка, чем у купены душистой. Они опыляются главным образом шмелями, но, возможно, и пчелами, а в отдельных случаях и маленькими бабочками. Трубка околоцветника с перетяжкой, с зеленоватыми отогнутыми на концах опушенными зубцами. Цветок гомогамный (одновременно созревают пыльники и рыльце). Вход в трубку цветка закрывают 3-лопастное рыльце и пыльники. Нити тычинок опушены узловатыми волосками. Рыльце расположено немного ниже пыльников, а цветки на поникших цветоножках направлены вниз, поэтому пыльца сначала не попадает на рыльце. Шмели, просовывая головку в расширенную часть трубки, касаются рыльца и пыльников, вскрывающихся интрорзно, противоположными сторонами своего хоботка и собирают нектар, который находится на дне трубки венчика. Перелетая затем на другой цветок, они производят перекрестное опыление. Вполне возможно и самоопыление, если только рыльце придвинется к близко расположенным пыльникам.

Купены с мутовчатыми листьями имеют белые или розовые цветки с трубчатым околоцветником. У *купены мутовчатой* (P. verticillatum), распространенной от Европы до Китая и обитающей в лесах и на лугах от равнины до альпийского пояса, околоцветник сравнительно короткотрубчатый, в основании богатый нектаром. Цветки белые, с отогнутыми зеленоватыми лопастями отгиба, опыляются как шмелями, так и короткохоботковыми пчелами и отдельными маленькими бабочками. Легко может происходить и самоопыление. К мутовчатолистным относится и *купена розовая* (P. roseum, рис. 85, *11*, *12*) с небольшим трубчатым розовым околоцветником и красными ягодами. Она встречается в горах Юго-Западной Сибири, на Памиро-Алае, Тянь-Шане и в Северо-Западном Китае. У маленькой высокогорной *купены Хукера* (P. hookeri) со скученными супротивными или очередными листьями (рис. 85, *9*) всего один фиолетовый цветок. Ягода у нее красная.

Купены используют как декоративные растения благодаря изящной форме их стеблей, большим зеленым листьям, приятным белым или розовым цветкам, а позднее — крупным

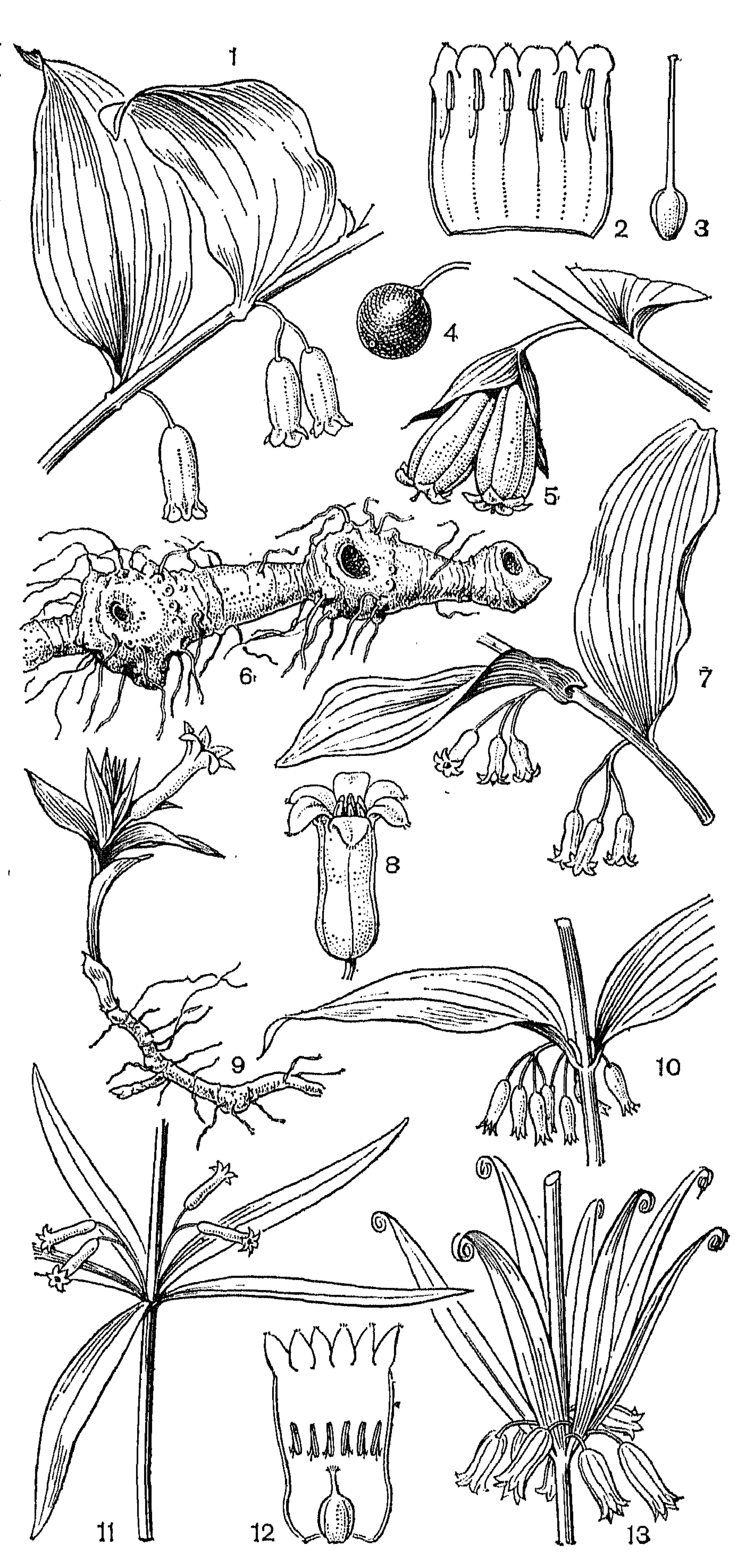


Рис. 85. Купена (Polygonatum).

Купена душистая (P. odoratum): *1* — часть соцветия; *2* — развернутый венчик (без гинецея); *3* — гинецей; *4* — плод. Купена оберткова я (P. involucratum): *5* — часть соцветия. Купена многоцветковая (P. multiflorum): *6* — корневище. Купена обильноцветковая (P. polyanthemum): *7* — часть соцветия; *8* — цветок. Купена Хукера (P. hookeri): *9* — общий вид. Купена супротивнолистная (P. oppositifolium): *10* — часть соцветия. Купена розовая (P. roseum): *11* — часть соцветия; *12* — развернутый венчик. Купена Кинга (P. kingianum): *13* — часть соцветия.

темно-синим или красным ягодам. В цветоводстве известны махровые формы купен, купена многоцветковая с розовыми цветками, купены с полосатыми листьями. Большинство видов цветет в конце весны — начале лета. Хорошо растут в культуре все европейские, кавказские, дальневосточные, американские и многие среднеазиатские купены; они обычно нормально переносят довольно суровые зимы Ленинграда. Корневища купены душистой применяют в народной медицине, в них найдены алкалоид гликонин, сердечные гликозиды, сапонины.

Род *смилацина* (Smilacina), к которому относится около 25 видов, занимает довольно обширный ареал, от Гималаев и штата Ассам до Восточной Сибири, советского Дальнего Востока, Японии, континентального Китая, Тайваня, Вьетнама и Малезии и от Канады до гор Мексики и Центральной Америки (Гватемала). Большинство смилацин — гигрофиты. Они растут в сырых или заболоченных хвойных и лиственных лесах и на их опушках, на заболоченных лугах и моховых болотах, главным образом в среднегорном и субальпийском поясах. В Гималаях они распространены до высоты 4000 м над уровнем моря. Смилацины обычно невысокие стройные растения со слегка извилистым в верхней части стеблем, с продолговато-ланцетными или яйцевидными, обычно сидячими листьями с многочисленными жилками. Белые или пурпурные цветки смилацин обладают легким приятным ароматом. Они обычно обоеполые, реже однополые и двудомные, собраны в верхушечные кисти или метелки (рис. 86). Околоцветники отличаются сравнительно узкими звездчато растопыренными сегментами. Только у китайско-тибетского высокогорного вида *смилацины Генри* (S. henryi) околоцветник трубчатый. Тычинки у всех видов прикреплены при самом основании сегментов; пыльники качающиеся, интрорзные. Завязь почти шаровидная, 2-гнездная, с 2 семязачатками в каждом гнезде, с коротким и тупым 2-, 3-лопастным рыльцем. Ягода шаровидная, с одним или несколькими семенами. Смилацины — декоративные растения. В культуре наиболее распространена одна из самых красивых смилацин — *смилацина звездчатая* (S. stellata).

К смилацинам очень близок род *майник* (Maianthemum, рис. 86, *10*, *11*), к которому относится всего 3 вида, встречающихся в умеренных областях Евразии и Северной Америки в хвойных и смешанных лесах, среди кустарников и на лугах. У майников тонкое ползучее корневище; в нецветущем состоянии на стебле имеется всего один лист, а цветущее растение развивает 2—3 листа с широкой, глубоко сердцевидно-яйцевидной пластинкой на коротком черешке. Мелкие, белые, приятно пахнущие цветки май-

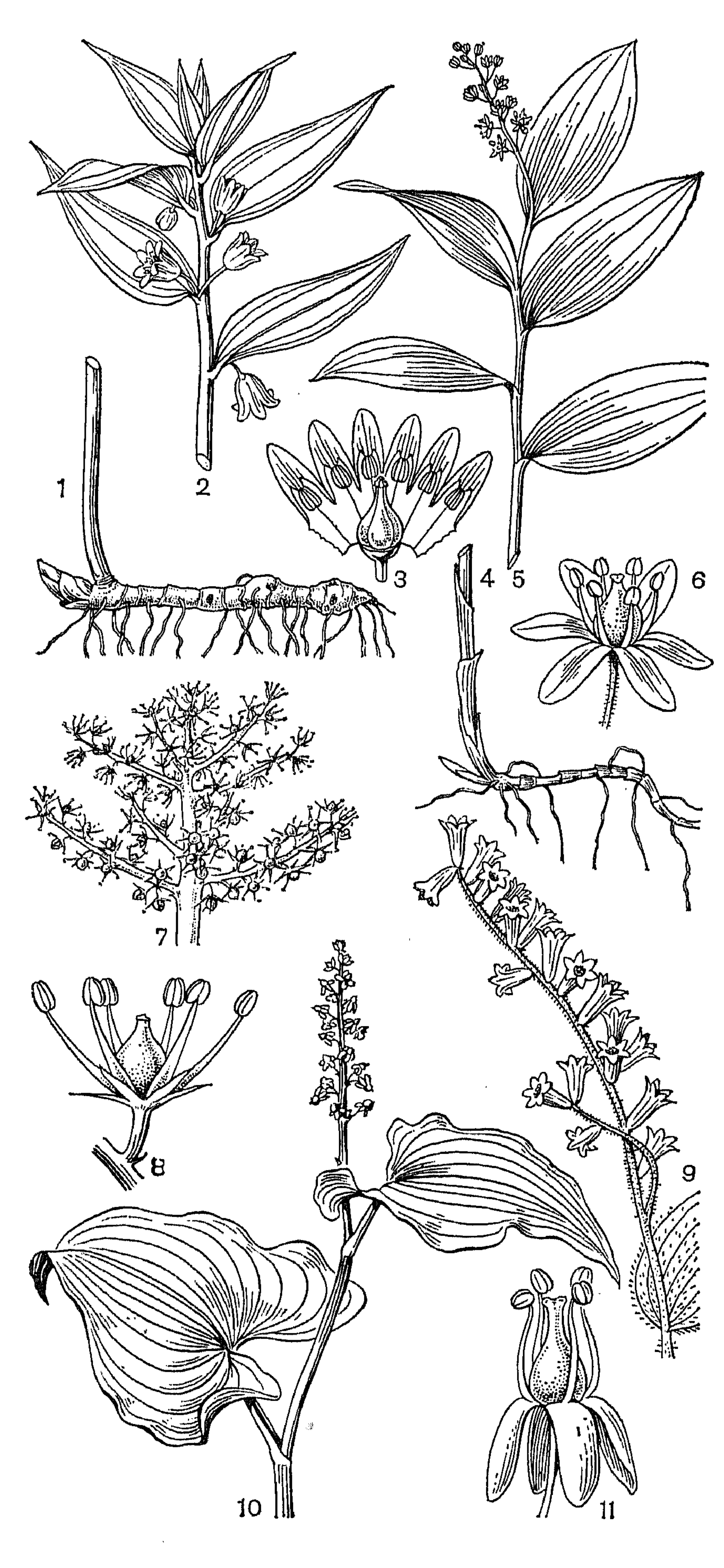


Рис. 86. Спаржевые.

Диспоропсис бурорасписной (Disporopsis fuscopicta): *1* — корневище и часть стебля; *2* — верхняя часть растения; *3* — развернутый венчик. Смилацина даурская (Smilacina davurica); *4* — корневище и часть стебля; *5* — верхняя часть растения; *6* — цветок. Смилацина кистевидная (S. racemosa); *7* — часть соцветия; *8* — цветок. Смилацина Генри (S. henryi); *9* — соцветие. Майник широколистный (Maianthemum dilatatum): *10* — верхняя часть растения; *11* — цветок.

ника собраны в густую верхушечную кисть. Околоцветник звездчатый, из 4 опадающих сегментов. Тычинок 4. Цветки у евразиатского *майника двулистного* (M. bifolium) слабо протогиничны. В тот период, когда бутоны только открываются, рыльце уже появилось и восприимчиво, а пыльники еще не вскрылись. Затем вскрываются пыльники, а рыльце еще продолжает функционировать (обоеполая стадия), и наконец рыльца теряют восприимчивость (мужская стадия). В тот момент, когда пыльники уже вскрыты и высыпается пыльца, а рыльце еще не завяло, возможна контактная автогамия под действием маленьких насекомых (или других факторов). Она облегчается почти вертикальным положением цветков и расположением пыльников выше рыльца. Ягоды у майников мелкие, светло-красные, с 1—2 семенами. У майника двулистного ягоды вишнево-красные, их поедают рябчики и дрозды. Проходя через желудок, семена сохраняют всхожесть на 80—85% (П. Мюллер, 1934). В качестве декоративных растений майники пригодны для посадки на влажных тенистых участках и на срез для миниатюрных букетов.

Представители трибы *ландышевых*, состоящей из 4 монотипных родов, хотя и имеют много общего с купеновыми, хорошо отличаются от них безлистным цветоносом с цветками, собранными в верхушечную кисть. Все листья у них приземные. Наиболее известный род этой трибы — *ландыш* (Convallaria) с одним очень полиморфным видом — *ландышем майским* (C. majalis). Это растение широко распространено в умеренных и холодных областях северного полушария от Атлантической Европы и Западного Средиземноморья до Японии, полуострова Корея и Северного Китая, а также на юго-востоке Северной Америки. На огромном пространстве своего ареала этот вид дифференцировался на несколько географических рас, которые разными авторами, в зависимости от их взглядов на структуру и объем вида, рассматриваются как разновидности, подвиды и виды. Ландыш произрастает на влажных почвах в хвойных и лиственных лесах и кустарниках, по лесным опушкам и на влажных лугах.

У ландыша довольно сложная система корневищ (рис. 87, *1*). Прежде всего мы замечаем длинное, горизонтальное, ползучее, ветвистое корневище с удлиненными междоузлиями. В узлах корневища находятся чешуевидные листья. Из их пазушных почек развиваются новые горизонтальные корневища. Затем заметен небольшой, длиной 1—2 см, почти вертикальный участок корневища с очень укороченными междоузлиями, ежегодно дающий надземный годичный побег. Этот побег состоит из укороченной оси с погруженной в почву верхушечной поч-



Рис. 87. Спаржевые.

Ландыш майский (Convallaria majalis): *1* — общий вид; *2* — цветок; *3* — продольный разрез цветка. Теропогон бледный (Theropogon pallidus): *4* — общий вид; *5* — цветок с прицветником; *6* — раскрытый цветок. Рейнекея мясо-красная (Reineckea carnea): *7* — общий вид; *8* — цветок; *9* — продольный разрез цветка.

кой, 3—5 заметных низовых чешуевидных стеблеобъемлющих листьев с замкнутыми трубчатыми влагалищами (темно-фиолетовой, коричневой или светло-зеленой окраски), 1 ланцетного чешуевидного листа и 2 (реже 3) хорошо всем знакомых блестящих зеленых листьев. В пазухе последнего чешуевидного листа развивается боковой безлистный цветонос. В неблагоприятные годы ландыш образует побеги с одним зеленым листом. Влагалища всех упомянутых чешуевидных и зеленых листьев, в основании охватывающих друг друга, вместе с осью побега составляют надземный ложный стебель. Образование горизонтальных корневищ происходит с интервалом от 1 года до нескольких лет, в зависимости от различных условий. Вертикальные корневища образуют листья ежегодно, а цветоносы лишь периодически — с перерывами в 2—3 года. Этим в основном объясняется то обстоятельство, что в зарослях ландыша иногда наблюдается много листьев, но мало или совсем отсутствуют цветоносы. Система горизонтальных корневищ продолжает нарастать симподиально за счет пазушных почек корневищ горизонтального или вертикального материнского корневища.

Ландыш — геофит. На зиму остаются только корневища в почве. С годами горизонтальные корневища перегнивают и их система распадается на отдельные особи, образуя клон. Изучение зарослей ландыша в Закарпатье показало, что средний собственный возраст репродуктивных особей около 9 лет, к 10—12 годам они утрачивают способность к образованию цветков, максимальный возраст — 21 год. Некоторые старые корневища, собранные в Ленинградской области, имели возраст 38—42 года.

Первое цветение ландыша в природе наступает не ранее 7-го года жизни, а в культуре гораздо раньше. Обычно растения зацветают в средней полосе европейской части СССР в конце мая — начале июня. Цветение продолжается 15—20 дней. Трехгранная цветочная стрелка несет на конце кисть из 6—20 поникших цветков на длинных изогнутых вниз цветоножках с пленчатыми прицветниками. Хотя цветоножки отходят с разных сторон стрелки, цветки все же обращены в одну сторону, так как сам стебель закручен спирально. Нижние цветки ландыша распускаются раньше верхних. В цветочной почке острые зубчики (верхушки сегментов околоцветника) плотно прижаты друг к другу, в распустившемся полушаровидно-колокольчатом цветке слегка отгибаются, а при отцветании они сильно загибаются. Тычинок 6; желтые продолговатые пыльники на сравнительно коротких нитях прикреплены при основании сегментов. Столбик короткий, с 3-раздельным рыльцем.

Цветки ландыша слабопротандричны. Они лишены нектарников и привлекают опылителей своим сильным ароматом и пыльцой. Опылители — пчелы, шмели, возможно мухи. Пчела, посещающая ландыш, касается прежде всего рыльца, которое вначале торчит чуть выше тычинок, и если она раньше уже успела вымазаться пыльцой, происходит перекрестное опыление. Затем насекомое, проникшее в цветок, ударяется о пыльники, вскрывающиеся интрорзно продольными щелями (пыльники вскрываются не все сразу, сначала 3 или 4, затем остальные), и обмазывается здесь новой пыльцой. При отсутствии насекомых-опылителей возможно самоопыление. Оно может произойти в тот момент, когда из расположенных немного выше рыльца пыльников осыпается пыльца, а рыльце еще не потеряло способность к восприятию. Так как весь цветок наклонен вниз, падающая пыльца легко может попасть на рыльце. Плод — почти шаровидная оранжево-красная ягода с 2—8 семенами. Семена распространяются птицами. Все растение ядовито.

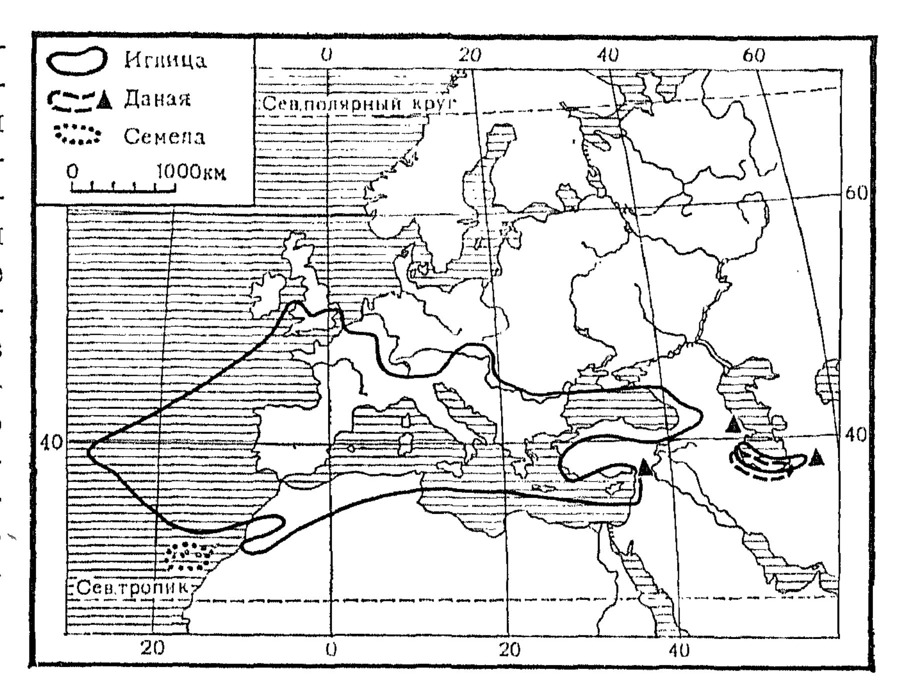
Ландыш — важное лекарственное растение. Приготовляемые из него препараты укрепляют и регулируют сердечную деятельность. В русскую научную медицину ландыш как лекарственное средство был введен в конце прошлого столетия известным русским врачом С. П. Боткиным. Надземные части ландыша (цветки, листья, семена) содержат около 10 сердечных гликозидов. Цветки ландыша применяют в парфюмерии. Ландыш — декоративное растение, введенное в культуру еще с середины XVI в. Он очень хорош для теневых и полутеневых участков парков, скверов и садов. Садовые формы ландыша крупные, многоцветковые. Известны сорта с розовыми махровыми цветками, а также пестролистные. Во многих странах широко практикуется зимняя выгонка крупноцветковых сортов. Зимующие почки ландыша являются предметом международной торговли.

К ландышу близок монотипный восточноазиатский род *рейнекея* (Reineckea, рис. 87, *7—9*) — вечнозеленое полустелющееся растение, произрастающее в лесах в нижнем горном поясе и у подножий холмов в Китае (за исключением севера) и на всех островах Японии. У рейнекеи ползучее корневище с двумя рядами чешуй, с несколькими линейными или ланцетными листьями; безлистный цветонос заканчивается кистью светло-розовых цветков. В Японии и Китае, а также в Западной Европе рейнекею выращивают как бордюрное растение.

Во второе подсемейство *иглицевых* (Ruscoideae) входят 3 довольно специализированных, в основном древнесредиземноморских рода: *даная* (Danaë), *иглица* (Ruscus) и *семела* (Semele). Они распространены от Азорских островов до

лесных районов южного побережья Каспийского моря. Иглицевые очень своеобразные вечнозеленые кустарники и полукустарники или многолетние травы. Листья у них редуцированные, мелкие, чешуевидные, а филлокладии относительно большие, листовидные. Соцветия состоят из мелких цветков, сидящих на более или менее длинных цветоножках и расположенных на поверхности филлокладиев или в отдельном кистевидном соцветии (даная). Цветки однополые (с остатками редуцированного андроцея или гинецея) или обоеполые, но преимущественно функционирующие как однополые. Тычинок 6 или 3. Они срастаются в колонку, отходящую от основания цветка или от отгиба околоцветника. Пыльцевые зерна относительно более крупные, чем в подсемействе ландышевых. Завязь всегда верхняя, 1—2-, реже 3(неполно)-гнездная, с 2 семязачатками в каждом гнезде. Иногда эти 3 рода выделяют в особое семейство *иглицевых* (Ruscaceae, Дж. Хатчинсон, 1934, 1959; Т. Накаи, 1936; Х. Хубер, 1969; П. Дальгрен, 1980).

Единственный вид рода даная — *даная ветвистая* (Danaë racemosa, рис. 88, *10*, *11*) — вечнозеленый полукустарник с блестящими косоланцетными филлокладиями. Это в основном гирканский вид, который в третичный период был широко распространен на Кавказе и Малой Азии. Даная произрастает в северной горнолесной части Сирии, в лесной прикаспийской части Ирана и Юго-Восточного Закавказья, а также в отдельных небольших убежищах в восточной части самых южных склонов Большого Кавказа. Даная характерна для горных широколиственных лесов Талыша, где встречается до высоты 1200 м над уровнем моря, но изредка растет также и в низменных лесах. Этот полукустарник селится на скалистых берегах речек и по влажным тенистым обрывам с сочащейся водой, где свисает красивыми густыми шпалерами. Он имеет короткое ползучее горизонтальное корневище, от которого отходят длинные и толстые шнуровидные придаточные корни. На верхушечных ветвях в пазухах филлокладиев расположены небольшие редкие кисти цветков. Белый околоцветник сростнолистный, мясистый, кувшинчатой формы, с 6 маленькими дельтовидными сегментами. Андроцей из 6 тычинок, сросшихся в колонку, по краям которой расположены 2-гнездные пыльники. Гинецей из 3 плодолистиков, не полностью сросшихся и образующих 3-гнездную (в верхней части 1-гнездную) завязь с неполными перегородками; в каждом гнезде 2 семязачатка. Эмбриологические исследования цветков данаи, проведенные Г. Е. Капинос и С. Д. Гусейновой (1971), показали, что они обоеполые только на первых этапах развития, а затем развиваются как функционально однополые. По внешнему виду соцветия на кустах с функционально женскими цветками отличаются от соцветий на растениях с функционально мужскими цветками меньшим числом цветков и более короткими кистями. В раскрытом женском цветке рыльце находится на уровне пыльников или выше; пыльники существуют долго, хотя их пыльца совершенно стерильна. В мужских цветках рыльце короткое, завязь редуцирована или отсутствует вовсе. Цветет даная в мае — июне, а плоды дает в октябре. Ягоды красные, с 1—2 семенами. Даная — высокодекоративный полукустарник благодаря ветвистым ветвям, блестящим филлокладиям и красным плодам. В культуре известна с 1713 г. Встречается в ботанических садах и в декоративных насаждениях, в нашей стране на Черноморском побережье Кавказа. Данаю используют для изготовления венков, гирлянд. Филлокладии применяют в народной медицине. Вид нуждается в охране и в СССР занесен в «Красную книгу» (1975).



Карта 4. Ареалы родов иглица, даная и семела.

Центральное место в подсемействе иглицевых принадлежит роду *иглица* (Ruscus, табл. 21, *2—4*), состоящему из 7 видов, ареал которых почти совпадает с ареалом подсемейства. В Восточном Средиземноморье, на Южном берегу Крыма и в Западном Закавказье нередко можно встретить отдельные куртины или сплошные заросли *иглицы понтийской* (R. ponticus, рис. 88, *8*, табл. 21, *2*, *3*), близкой к широко распространенной в западных частях ареала подсемейства *иглице колючей* (R. aculeatus). Это светолюбивый ксеромезофитный кустарничек с ветвящимися стеблями и небольшими кожистыми продолговато-яйцевидными или ланцетными филлокладиями, оттянутыми на верхушке в

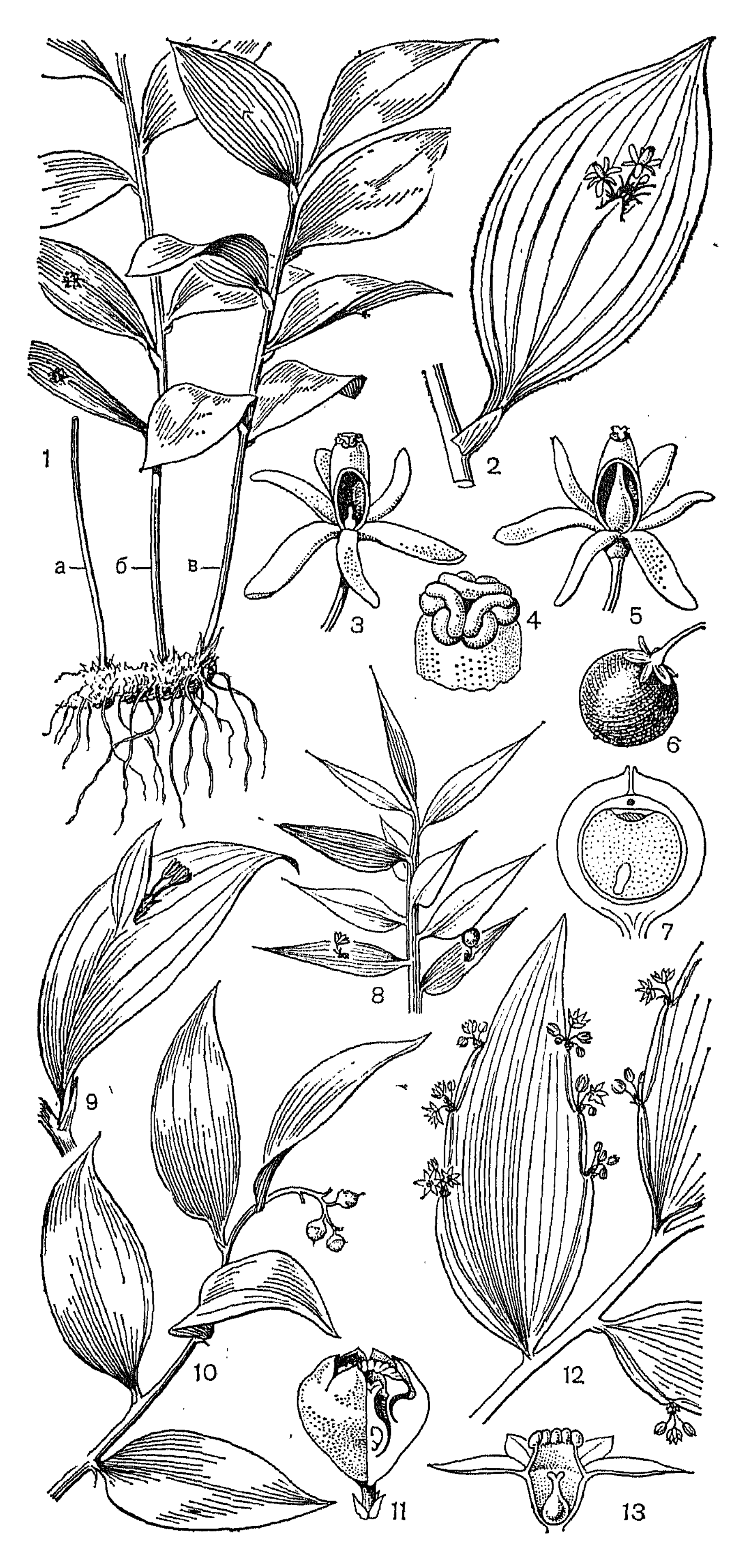


Рис. 88. Спаржевые.

Иглица колхидская (Ruscus colchicus): *1* — общий вид трехлетнего растения (*а* — побег 3-го года, б — побег 2-го года, *в* — побег 1-го года); *2* — филлокладий в пазухе чешуйчатого листа; *3* — мужской цветок; *4* — пыльники и верхняя часть трубки; *5* — женский цветок; *6* — плод; *7* — разрез плода. Иглица понтийская (R. ponticus): *8* — часть ветки. Иглица подъязычная (R. hypoglossum): *9* — филлокладий в пазухе чешуйчатого листа. Даная ветвистая (Danaë racemosa): *10* — часть ветки с *филлокладиями и плодами*; *11* — цветок, часть околоцветника удалена. Семела двуполая (Semele androgyna): *12* — часть ветки с цветками; *13* — цветок в продольном разрезе.

длинные остроконечия. Иглица понтийская обитает под пологом разреженных лесов или в кустарниках, нередко на скалах и песчаных местах. На Черноморском побережье и в прилегающих к нему районах с высокой влажностью и мягким температурным режимом произрастает *иглица колхидская* (R. colchicus, рис. 88, *1—7*), близкая к западносредиземноморской *иглице подъязычной* (R. hypoglossum). Иглица колхидская самая мезофильная из всех иглиц. У нее неветвящиеся стебли и сравнительно крупные, обычно широкояйцевидные, тупые филлокладии. Иглица колхидская растет главным образом маленькими группами в тенистых ущельях под густым пологом смешанных и лиственных лесов, а также в самшитовых рощах, иногда под пологом кавказской пихты.

При знакомстве с видами иглицы возникает вопрос: что они — кустарники, полукустарники или многолетние травы? Обычно принято относить иглицы к полукустарникам на том основании, что надземные побеги у них отмирают не ежегодно. Однако, как показали наблюдения М. И. Савченко и А. А. Дмитриевой (1962) в Батумском ботаническом саду, надземные стебли иглицы колхидской многолетних междоузлий не образуют (один из важнейших признаков для полукустарников), так как побеги возникают и отмирают непосредственно от корневища. К тому же рост надземного побега полностью завершается в первый вегетационный сезон. Развитие у этого вида протекает следующим образом. Ранней весной на поверхности почвы появляются почти бесцветные травянистые побеги, при основании которых имеются 2 наружные короткие и 3 внутренние более длинные чешуи. Из пазух маленьких листьев выходят почти бесцветные филлокладии, сначала тесно прилегающие к стеблю. Большинство листьев скоро засыхает и отмирает, часть остается в виде чешуй. По мере того как побег в течение весны растет, филлокладии зеленеют и становятся кожистыми. Самые нижние филлокладии располагаются мутовчато или супротивно, остальные очередно; филлокладий имеет хорошо выраженную главную жилку и 1—2 пары боковых. К концу лета начинается развитие соцветия, расположенного на нижней стороне в средней части филлокладия, в пазухе мелкого прицветного листа. Соцветия не развиваются только у самого верхнего и нижнего филлокладиев. Цветки распускаются постепенно в течение осени и зимы, а весной созревают плоды. Цветение заканчивается в конце лета, перед началом зацветания других молодых побегов, образовавшихся от корневища. Если смотреть на куст, то создается впечатление непрерывности цветения и плодоношения иглицы. На третий вегетационный период побег

начинает буреть и от филлокладия остается лишь остов с сетью жилок. Следовательно, иглица колхидская ближе к многолетним травам. Распускание цветков идет от основания к верхушке. Цветки иглиц закладываются в бутонах как потенциально обоеполые, а затем развиваются как функционально однополые. Цветоножка у мужских цветков сравнительно длинная, а у женских почти равная цветку. Околоцветник 3-членный, раздельный, сегменты его внешнего круга продолговато-обратнояйцевидные, зеленые, внутреннего—ланцетные, зеленовато-фиолетовые. В функционально мужском цветке (рис. 88, *3*, *4*) андроцей представлен тычиночной колонкой (тычинки и пыльники, сросшиеся полностью); пыльники вскрываются поперечно. В функционально женском цветке гинецей состоит из крупной сидячей завязи с головчатым блестящим липким рыльцем; тычиночная колонка с деформированными пыльниками. Цветение и опыление иглиц изучено только у иглицы понтийской в Крыму, на склоне горы Аюдаг в дубово-можжевеловом лесу. Зацветает иглица понтийская осенью, в сентябре — октябре, и цветет всю зиму, до апреля, т. е. во время самой повышенной влажности воздуха и обилия дождей. Обычно отдельные цветки функционируют 8—10 суток. При выпадении дождя, росы или таянии снега поток или капли воды, обтекающие функционально мужские цветки, почти всегда содержат пыльцу. Брызги с мужских побегов могут попасть на филлокладии побегов с женскими цветками, на которых остается часть пыльцы, что и обеспечивает гидрогамное опыление. При относительно низкой влажности секреторная капля твердеет и рыльце становится неактивным. Семена иглицы колхидской могут прорастать только через 1,5—2 года.

Иглицы — декоративные вечнозеленые растения, пригодные для устройства бордюров в тенистых садах и парках с теплым климатом. В Англии иглицу колючую называют «метла мясника» (butcher's broom) из-за того, что мясники использовали ее в качестве метлы. Молодые побеги иглицы съедобны, а иглица колхидская представляет интерес в хозяйственном отношении — местное население заготавливает ее на корм скоту. Некоторые виды иглицы имеют разнообразное применение в народной медицине; ягоды их съедобны; семена находят употребление как суррогат кофе, а иногда их используют для изготовления бус.

По характеру расположения соцветий на филлокладиях к иглице довольно близок род *семела* (Semele), однако по общему строению цветка он имеет большее сходство с родом даная. В роде семела 5 видов, все они — эндемики Макаронезийской флористической области (большинство встречается только на острове Мадейра). Это высокие, вьющиеся кустарники, отличающиеся большим разнообразием филлокладиев. Цветки на коротких цветоножках, собраны большей частью пучками, расположены либо по краю филлокладиев, либо посередине, иногда сосредоточены около верхушки. Беловато-желтоватый околоцветник из 6 сегментов, сросшихся более чем наполовину в чашевидную трубку, по отгибу которой расположены 6 сросшихся тычинок. Столбик короткий, с 3 толстыми рыльцами; завязь 3-гнездная. У большинства видов цветки (рис. 88, *13*) кажутся обоеполыми, но при внимательном рассмотрении видно, что в них полностью развит либо гинецей, либо андроцей (их можно так же, как и цветки данаи, отнести к функционально мужским или функционально женским). Виды семелы цветут с мая по июль, некоторые до августа, а плодоносят с января по март, часть видов — до июня. Ягода красноватая или желто-красная, семена блестящие, бледно-желтые, почти шаровидные. Семела принадлежит к числу декоративных кустарников. Наиболее известна в культуре *семела двуполая* (S. androgyna, рис. 88, *12*, *13*).

С предыдущим подсемейством иглицевых тесно связано подсемейство собственно *спаржевых* (Asparagoideae), в состав которого входит 1 род *спаржа* (Asparagus), насчитывающий около 300 видов. Это самый большой род в семействе, широко распространенный в Старом Свете. Основное разнообразие видов сосредоточено в Африке; в Евразии спаржи особенно многочисленны в Средиземноморье и в Западной и Средней Азии, а также в Китае (24 вида). Представители рода спаржа — многолетние травы, полукустарники или лианы. Они характеризуются, подобно иглицевым, филлокладиями. Цветки спаржи маленькие, обоеполые, однополые или полигамные. Околоцветник состоит из 6 сегментов, почти свободных или более или менее сросшихся при основании, остающихся или опадающих; он может быть чашевидно-колокольчатый, или почти шаровидный, или воронковидный, иногда сегменты отстоящие (венчик звездообразный). Тычинок 6; для собственно спаржевых особенно характерно, что тычинки между собой не срастаются; нити в разной степени прикреплены к основаниям сегментов околоцветника, они сравнительно тонкие или слегка расширенные; пыльники у спаржи крупные, оранжево-красные или красные. Завязь 3-гнездная, с 2 или более семязачатками в каждом гнезде. Имеются септальные железки. Евразиатские виды опыляются шмелями.

Большой род спаржа подразделяется на 3 довольно хорошо очерченных подрода. Наиболее многочисленным и своеобразным является



Рис. 89. Спаржа (Asparagus).

Спаржа мутовчатая (A. verticillatus): *1* — общий вид растения с плодами; *2* — филлокладий; поперечный разрез; *3* — продольный разрез мужского цветка; *4* — плод. Спаржа цепляющаяся (A. scandens): *5* — часть растения; *6* — цветок. Спаржа прибрежная (A. litoralis): *7* — часть растения и опылитель — шмель; *8* — продольный разрез мужского цветка. Спаржа шобериевидная (A. schoberioides): *9* — часть растения с цветками. Спаржа Пуассона (A. poissonii): *10* — часть растения. Спаржа спаржевидная (A. asparagoides): *11* — часть растения.

подрод собственно *спаржа*, или *аспарагус* (Asparagus), виды которого произрастают как в засушливых, так и во влажных областях. Филлокладии у них линейные или шиловидные, цветки двудомные. Все встречающиеся в нашей стране виды спаржи относятся к этому подроду. Сюда входят широко распространенная у нас на Кавказе, в европейской части и в Средней Азии (реже в Сибири) *спаржа мутовчатая* (A. verticillatus, рис. 89); на запад она доходит до островов Макаронезийской флористической области. Очень интересна *спаржа туркестанская* (A. turkestanicus) — эндемик среднеазиатских пустынь, обитающая на песках и щебнистой почве. У этого вида филлокладии отсутствуют. Из представителей этого подрода наибольшее значение имеет *спаржа лекарственная* (A. officinalis), произрастающая на лугах, в северных степях и в зарослях кустарников почти по всей Европе, на Кавказе и в Восточной Азии.

Многочисленные виды спаржи с обоеполыми цветками и шиловидными или линейными филлокладиями образуют подрод *аспарагопсис* (Asparagopsis). Несколько видов его широко культивируют в качестве декоративных растений. Отметим *спаржу щетинистую* (A. setaceus), известную в культуре под названием *спаржи перистой* (A. plumosus). Это изящный нежный африканский полукустарник, произрастающий во влажных тропических и субтропических лесах и в кустарниках по долинам рек, а также обитающий в саваннах и полусаваннах. Во влажных субтропиках Южной Африки встречается *спаржа густоцветковая* (A. densiflorus), называемая в цветоводстве *спаржей Шпренгера* (A. sprengeri). Это одно из самых распространенных комнатных растений. Интересный вид — *спаржа серповидная* (A. falcatus) с длинным (до 15 м) лазающим и довольно колючим стеблем; обитает в Южной и Восточной Африке и в Юго-Восточной Азии, а также на острове Шри-Ланка; используется для декоративного оформления. У эндемика Мадагаскара *спаржи Пуассона* (A. poissonii, рис. 89, *10*) имеются прямые колючки, превышающие пучки филлокладиев на ветвях и особенно на стеблях.

К подроду *мирзифиллум* (Myrsiphyllum) относятся 6 близких видов, обитающих в Южной Африке. Это ветвистые лианы с обоеполыми цветками и нежными листовидными плоскими филлокладиями, расположенными по одному в пазухах кроющих чешуй. При основании филлокладиев находятся сочленения, благодаря которым они легко осыпаются при засыхании. К этому подроду относится распространенная в культуре многолетняя *спаржа спаржевидная* (A. asparagoides, рис. 89, *11*), растущая в Южной Африке в сухих полусаваннах и са-

ваннах; встречается она и во влажных лесах южного побережья и в горных лесах до высоты 1300 м над уровнем моря.

Спаржа лекарственная — самый известный представитель рода. Как овощное растение ее культивируют на всех континентах, но особенно в Западной Европе и Северной Америке. В пищу употребляют еще не вышедшие на поверхность и поэтому еще белые и сочные побеги. Их отваривают в соленой воде и обжаривают в масле. Приготовленная таким образом спаржа является деликатесом. Помимо высоких вкусовых качеств, она содержит 1,6—1,7% белков, главным образом тех, в состав которых входит очень нужная для организма аминокислота лизин. Существует более 100 сортов спаржи, различающихся окраской верхушек съедобных молодых побегов, скороспелостью и другими признаками. Впервые в культуру спаржа лекарственная, по-видимому, была введена в Средиземноморье задолго до нашей эры. С конца XV в. спаржу начали выращивать во Франции, а затем и в других европейских странах. Хорошими вкусовыми качествами отличаются и побеги некоторых других видов, в частности средиземноморской *спаржи остролистной* (A. acutifolius), употреблявшейся в пищу еще в Древней Греции и до сих пор используемой как овощное и лекарственное растение в Италии и других странах. В Японии выращивают *спаржу кохинхинскую* (A. cochinchinensis) для пищевых целей (из корневищ приготавливают конфеты).

Употребление спаржи как лекарственного растения также относится к глубокой древности, о ней есть упоминания еще у Гиппократа. Многие виды спаржи используют в народной медицине в Южной Африке и других странах.

СЕМЕЙСТВО ДРАЦЕНОВЫЕ (DRACAENACEAE)

В семействе драценовых 9 родов и около 250 видов, распространенных в тропиках и субтропиках обоих полушарий и в умеренном поясе южного полушария. В Старом Свете драценовые встречаются главным образом в Африке, Юго-Восточной Азии и Новой Зеландии. Северная граница ареала в Азии доходит до Восточных Гималаев и Южного Китая (Юньнань и остров Тайвань); южная граница проходит через Новую Зеландию и прилегающие к ней южные острова Стьюарт, Окленд и Кэмпбелл. В Северной Америке представители двух родов — *нолина* (Nolina) и *дазилирион* (Dasylirion) — произрастают в аридных областях Мексики и на юге США (самая северная точка находится около 38° с. ш.). Чрезвычайно бедно представлены драценовые в Центральной Америке (*драцена американская* — Dracaena americana и несколько видов нолины) и в Вест-Индии (1 вид — *драцена кубинская* — D. cubensis). В Южной Америке ареал семейства разорван: в Бразилии встречается *кордилина драценовидная* (Cordyline dracaenoides); на юге континента, от провинции Вальдивия (около 40° ю. ш.), в Андах и на островах Чилоэ и Чонос, почти до Магелланова пролива и на Фолклендских островах обитает 1 вид — *астелия карликовая* (Astelia pumila).

Драценовые растут в самых различных местообитаниях — в дождевых и переменно-влажных тропических и сухих субтропических лесах, в редколесьях, на их опушках, в саваннах, жарких пустынях, вблизи морских побережий и в горах до субальпийского и альпийского поясов, а также встречаются на болотах.

Большинство драценовых — вечнозеленые древовидные растения, стебли которых имеют вторичный рост, происходящий за счет деятельности клеток меристематической зоны, расположенной по периферии ствола (а не за счет камбия, как у двудольных). Обычно это невысокие стройные деревья, но есть среди них и крупные деревья со стволами до 8 м в обхвате. Стволы большинства древесных растений совсем не ветвятся (верхушечная почка продолжает рост в течение всей жизни), но встречаются виды и с разветвленными в верхней части стволами. У таких растений верхушечная почка прекращает свой рост и заменяется двумя или несколькими боковыми почками. На концах стволов или их разветвлений драценовые несут пучки листьев (так называемые верхушечные розетки). Среди кустарников изредка встречаются эпифиты. Так, на островах Реюньон и Маврикий на стволах деревьев обитает кустарниковая *кордилина маврикийская* (Cordyline mauritiana, рис. 91). Наиболее обычны эпифиты среди многолетних вечнозеленых трав из подсемейства *астелиевых* (Astelioideae). Их длинные серебристые листья и крупные опушенные соцветия живописно свешиваются со стволов деревьев и скал в лесах островов Южной Азии и Новой Зеландии. Астелия карликовая на Фолклендских островах образует особую группировку, состоящую из зарослей низких плоских подушек или плотных ковров.

Листья у большинства драценовых кожистые, жесткие, иногда шершавые, у многих видов дазилириона по краю с крепкими колючками, мечевидные, часто линейные, реже продолговато-эллиптические и ланцетные, обычно плоские, сидячие или на черешках, при основании сильно расширенных. Они спирально расположенные и часто собранные пучками (розетками). У некоторых видов драцены чешуевидные листья сильно развиты, похожи на обычные и чередуются с ними. Листья у многих драценовых с

выступающей центральной жилкой и многочисленными боковыми (до 40—50 на каждой половине листа), у некоторых кордилин жилкование напоминает перистое. У травянистых растений листья большей частью линейные, иногда продолговато-яйцевидные, у астелии с 3 главными жилками, сидячие, собранные в прикорневую розетку, остатки же старых оснований листьев плотно одевают верхнюю часть корневища. *Сансевьеры* (Sansevieria) имеют листья очень мясистые, от плоских до цилиндрических.

Цветки многочисленные, у большинства видов на цветоножках, нередко членистых, с 1 прицветником или прицветничком, иногда с 2 прицветниками и 1 прицветничком, собраны в верхушечные или пазушные, метельчатые, кистевидные или головчатые соцветия. У древесных растений соцветия бывают очень крупные, достигающие в длину 6 м, у травянистых растений они от сравнительно крупных до мелких, иногда редуцированных до одного цветка. Цветки мелкие или среднего размера, большей частью белые, кремовые или зеленоватые, лиловые или красноватые, актиноморфные, обоеполые или однополые. Околоцветник состоит из 6 сегментов, сросшихся в короткую трубку, достигающую половины их длины, или свободных (как у представителей трибы *нолиновых* — Nolineae). Тычинок 6, большей частью свободных; пыльники интрорзные, прикреплены к нити спинкой, открываются продольными щелями. У многих представителей семейства имеются септальные нектарники. Гинецей синкарпный, редко паракарпный; столбик нитевидный или короткий, утолщенный; рыльце 3-лопастное или почти головчатое. Завязь верхняя, у большинства видов 3-гнездная, но в роде дазилирион и у некоторых видов астелии 1-гнездная с париетальной плацентацией. Семязачатки анатропные, в каждом гнезде от 1 до 20 или 3 в 1-гнездной завязи. Плод — оранжевая, красная или голубая ягода, или плод сухой, нераскрывающийся, с сильно развитыми спинными крыльями, у *миллигании* (Milligania) — локулицидная коробочка. Семена от светло-коричневых до черных, в очертании продолговатые, изогнутые или яйцевидные, призматические, многогранные или округлые, с носиком или без него, иногда покров семени студенистый или мясистый, у видов *коллоспермума* (Collospermum) семена бороздчатые, покрытые длинными волосками, отходящими от семяножки.

Драценовые разделяются на 2 подсемейства: *астелиевые* (Astelioideae) и собственно *драценовые* (Dracaenoideae). В состав подсемейства астелиевых входит всего одна небольшая триба собственно *астелиевых* (Astelieae) с 3 родами. Астелиевые значительно отличаются от всех остальных драценовых, и еще Б.Ш.Ж.Дюмортье выделил их в отдельное семейство, признаваемое и некоторыми современными систематиками (Р. Дальгрен, 1981). Это многолетние вечнозеленые кустистые травы, образующие плотные дерновины, обычно с коротким корневищем, с многочисленными, преимущественно линейными листьями, собранными в розетку, и с более или менее высоким метельчатым соцветием. Они отличаются необычным серебристым опушением, образованным особыми чешуевидными волосками.

В роде *астелия* (Astelia) 25 видов, встречающихся в трех флористических царствах: в Палеотропическом (главным образом на островах Тихого океана и на Маскаренских островах), в Австралийском (в Северо-Восточно-Австралийской области) и в Голантарктическом (в Новозеландской и Чилийско-Патагонской областях). На островах, расположенных ближе к экватору, виды астелии обитают в высокогорьях, а на отдаленных от экватора островах — в нижнем поясе гор и на побережье. Так, на Новой Гвинее *астелия альпийская* (A. alpina, рис. 90) произрастает в субальпийских и альпийских кочкарниках, иногда сильно заболоченных, на высоте 3000—4500 м над уровнем моря. На острове Новая Каледония на склонах горы Гумбольдта встречается сравнительно крупное растение *астелия новокаледонская* (A. neocaledonica), обычно ведущая себя как эпифит, но здесь становящаяся наземным. Центром видообразования рода, очевидно, являются острова Новой Зеландии. Здесь произрастает 13 видов астелий (принадлежащих ко всем трем подродам), и все они — эндемики. Среди них *астелия Соландера* (A. solanderi, рис. 90) — сравнительно крупное растение с большим соцветием и листьями длиной до 2 м. Она произрастает как эпифит в нижнем влажном поясе в подокарпово-широколиственных лесах и как наземное растение в грасслендах. Густые дерновины очень маленького растения *астелии линейной* (A. linearis) образуют мощный плотный торф на болотах в горах Новой Зеландии, а также на островах Стьюарт и Окленд. Цветки астелии преимущественно однополые, душистые, с 3 септальными нектарниками. Мужские цветки немного больше женских, их околоцветник с короткой трубкой и 6 ланцетными или дельтовидными сегментами и 6 тычинками; пыльники продолговатые, прикрепленные спинкой, скоро опадающие. В мужских цветках обычно хорошо развита завязь, в которой заметны семязачатки. В женских цветках пыльники маленькие, без пыльцы. После цветения большинство мужских цветков засыхает, но на нескольких цветках семязачатки разрастаются и окрашивают-

ся, цветоножки утолщаются, как у женских цветков. Таким образом, в некоторых соцветиях, внешне мало отличающихся от нормальных мужских соцветий, имеется значительное число функционально обоеполых цветков, которые дают потом полноценные семена. Растения, культивируемые на участках, как отмечают Люси Мур и Элизабет Эдгар (1970), своим сильным запахом привлекают медоносных пчел и крупных мух. Если цветущие мужские и женские растения находились на участке на расстоянии всего нескольких метров друг от друга, то семена у растений нормально завязывались, затем легко прорастали и давали хорошее поколение. Там, где производилась изоляция растений, семена не развивались совсем. Искусственное опыление давало хорошие результаты по количеству плодов и семян.

Астелии используют в качестве декоративных растений. В культуре наиболее известны астелия Соландера и *астелия Банкса* (A. banksii).

К трибе астелиевых относится также род *миллигания* (Milligania, 4 вида) — эндемик Тасмании. Виды миллигании по общему облику и чешуйчато-волосистому опушению растений очень сходны с видами астелии (рис. 90), но отличаются обоеполыми цветками и локулицидными коробочками. Они произрастают на горных лугах и торфяниках.

Второе подсемейство — собственно *драценовые* (Dracaenoideae) — включает 3 трибы: собственно *драценовые* (Dracaeneae), *нолиновые* (Nolineae) и *сансевьериевые* (Sansevierieae).

Самой примитивной в подсемействе является триба собственно драценовых, заключающая 2 очень близких рода — кордилину и драцену. Для трибы характерны древесные растения, реже встречаются вечнозеленые травянистые многолетники. Цветки большей частью обоеполые. Завязь 3-гнездная. Плод — ягода, у кордилины по мере созревания плод становится сухим. Кордилина и драцена различаются между собой главным образом числом семязачатков в завязи и числом семян в плодах: у кордилины 4—20 (редко 2) семязачатков в гнезде, а у драцены в каждом гнезде лишь 1 семязачаток.

В роде *кордилина* (Cordyline) около 15 видов, большинство которых распространено в тропических и субтропических областях Старого Света. Их ареал тянется здесь от Восточных Гималаев, Индии и Китая (остров Хайнань) через Малезию и Полинезию, острова Фиджи и Новая Каледония до Австралии, Новой Зеландии и острова Стьюарт, а также включает Мадагаскар и Маскаренские острова. Только 1 вид встречается в Новом Свете — в Бразилии.

Белые и розовые цветки кордилины расположены в кистях, собранных в крупные метель-

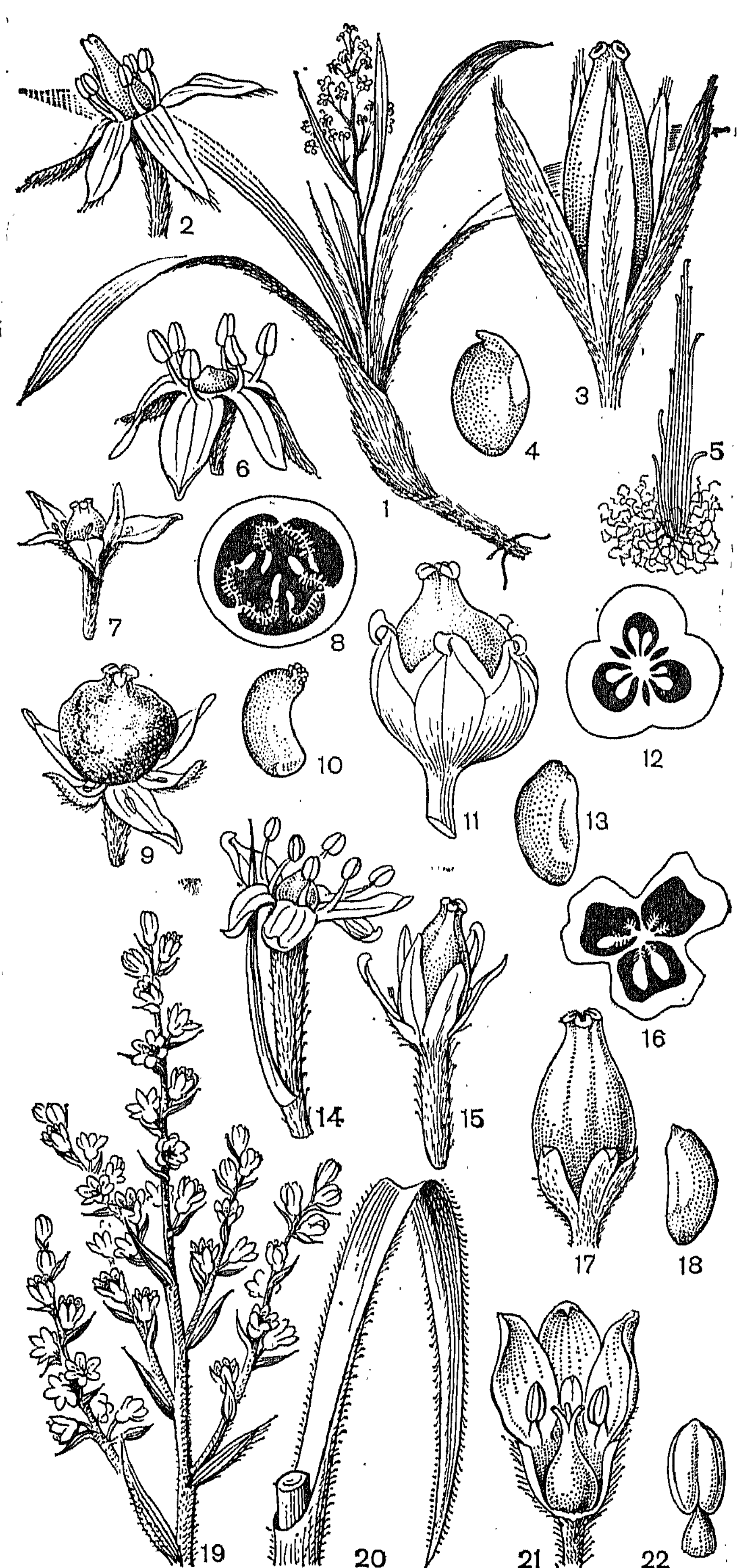


Рис. 90. Драценовые.

Астелия альпийская (Astelia alpina): *1* — общий вид; *2* — мужской цветок; *3* — женский цветок; *4* — семя; *5* — чешуйка (с нижней поверхности листа). Астелия Соландера (A. solanderi): *6* — мужской цветок; *7* — женский цветок; *8* — поперечный разрез завязи; *9* — молодой плод; *10* — семя. Астелия жилковатая (A. nervosa): *11* — женский цветок; *12* — поперечный разрез завязи; *13* — семя. Астелия карликовая (A. pumila): *14* — мужской цветок; *15* — женский цветок; *16* — поперечный разрез завязи; *17* — плод; *18* — семя. Миллигания длиннолистная (Milligania longifolia): *19* — часть соцветия; *20* — лист; *21* — продольный разрез цветка; *22* — тычинка.

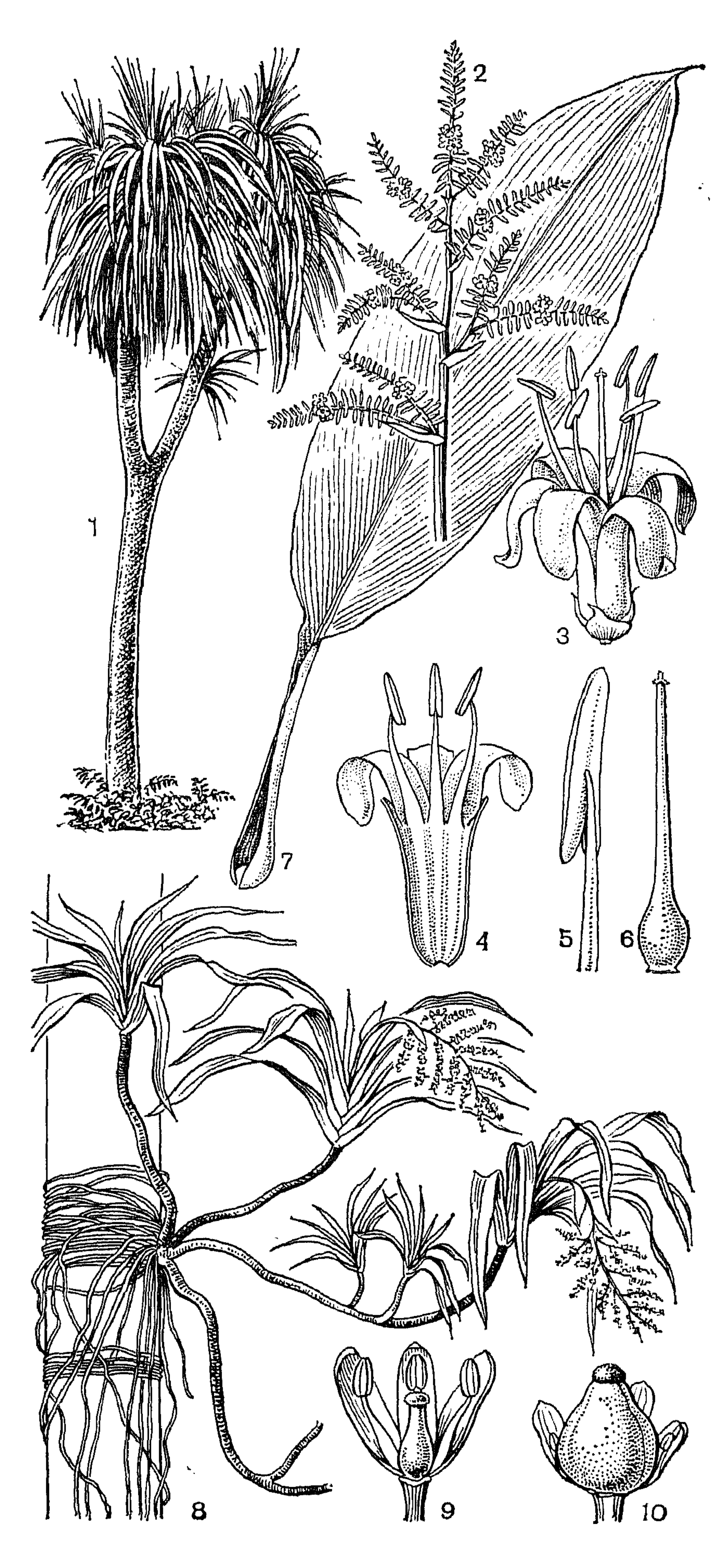


Рис. 91. Кордилина (Cordyline).

Кордилина нераздельная (C. indivisa): *1* — общий вид. Кордилина пограничная (C. terminalis): *2* — общий вид; *3* — цветок; *4* — анализ цветка; *5* — тычинка; *6* — гинецей; *7* — лист. Кордилина маврикийская (C. mauritiana): *8* — общий вид; *9* — мужской цветок; *10* — женский цветок.

чатые соцветия длиной до 2 м. Цветки в кисти распускаются не все сразу: у *кордилины пограничной* (C. terminalis) сначала нижние, затем средние и наконец верхние. Околоцветник у большинства кордилин сросшийся при основании в короткую трубку. В бутоне весь цветок выглядит как трубчатый. Когда цветок распускается, сегменты его более чем наполовину отгибаются наружу (рис. 91), и тогда хорошо обнажаются длинные окрашенные нити тычинок со сравнительно большими продолговатыми пыльниками, а между ними виден столбик с едва заметным рыльцем. В это время цветки вполне доступны насекомым. Но, как только они отцветают, сегменты околоцветника поднимаются кверху, и такие закрытые цветки становятся похожими на бутоны. Отмечено, что на островах Новой Зеландии *кордилина южная* (C. australis), развивающая огромные соцветия с тысячами цветков, выделяющими нектар, привлекает многочисленных насекомых (особенно из отряда двукрылых). Кордилина южная, выращенная из семян в Сухуми, начинала цвести на 5—6-й год; бутонизация продолжалась 15—25 дней. Цветки раскрывались в первую половину дня и сохранялись раскрытыми 5—8 дней, а соцветие в целом — от 20 до 30 дней. Их посещали пчелы, мелкие мухи и небольшие осы. Несмотря на обильное цветение, около половины цветков осыпалось. Созревание плодов проходило около 4—5 месяцев. По сообщению некоторых авторов, жуки также играют большую роль в опылении новозеландских *кордилины Банкса* (C. banksii) и кордилины южной. Замечено, что распространению семян кордилины южной на островах Новой Зеландии способствуют скворцы обыкновенные (Sturnus vulgaris) и карпофаги новозеландские (Carpophaga novae-zelandiae), которые охотно поедают белые или голубые шаровидные ягоды и расселяют растения по острову. Плоды *кордилины нераздельной* (C. indivisa) также поедают карпофаги.

Наиболее широко распространена в тропиках Старого Света — от Индии до Австралии — кордилина пограничная (рис. 91), известная также под названием «дерево королей» («tree of kings»). Это небольшое изящное деревце высотой до 3 м, с темно-кроваво-красными продолговатыми или продолговато-яйцевидными листьями. Его часто культивируют в тропиках и разводят в оранжереях и комнатах. Известны многочисленные декоративные садовые формы этого растения. Отметим еще австралийские декоративные виды кордилины: *кордилину сжатую* (C. stricta) — кустарник с многоветвящимися стеблями и лиловыми цветками — и *кордилину красную* (C. rubra), встречающуюся в садоводствах.

Особого внимания заслуживают новозеландские кордилины. Все 5 видов, произрастающие здесь,— эндемики и известны как декоративные растения. Кордилина нераздельная (рис. 91) — характерный компонент субальпийских нотофагусовых лесов. Ствол ее достигает в высоту 8 м, на вершине разветвленный, с большим (длиной до 160 см) соцветием белых цветков; длинные (до 2 м) золотисто-бронзовые листья собраны пучками на ветках. По свидетельству путешественников, это одно из красивейших деревьев Новой Зеландии. Кордилина нераздельная давно распространена в культуре в Европе, в СССР ее можно встретить на Черноморском побережье Кавказа. Ее листья используют в сельском хозяйстве как подвязочный материал, а из волокон, получаемых из стебля, делают циновки и местную одежду, называемую «тои». На открытых сырых равнинах и на опушках субтропического леса обитает кордилина южная, достигающая в высоту 12 и даже 20 м. Ее называют «капустным деревом». Впервые это название было дано Джеймсом Куком в связи с тем, что маорийцы используют в пищу молодые листья кордилины. Как декоративное растение ее разводят во многих странах, в СССР возделывают на Черноморском побережье Кавказа. В листьях кордилины южной более 40% сухой массы составляет волокно, из которого делают щетки, циновки, коврики и другие грубые плетеные изделия. В некоторых районах Грузии листья идут на изготовление влагоустойчивого и крепкого подвязочного материала, идущего главным образом для подвязки виноградных лоз.

Семена кордилины южной и других видов содержат до 33% жирного масла, в котором находится до 90% линолевой кислоты. Корневища *кордилины кустарниковой* (C. frutex), достигающие массы 4—6 кг, заключают до 20% сахара и их используют в пищу. Отвар корней кордилины сжатой и кордилины пограничной употребляют в народной медицине.

Другой род этой трибы — *драцена* (Dracaena) — состоит из 80 (по другим данным, от 40 до 150) видов, распространенных в основном в тропиках и субтропиках Старого Света. Большинство драцен произрастает в тропической и Южной Африке и на окружающих ее островах, включая Макаронезию, Мадагаскар и Маскаренские острова. Северная граница ареала проходит здесь через остров Мадейра (около 33° с. ш.), Эфиопию и остров Сокотра. Многие виды рода встречаются в Южной и Юго-Восточной Азии (на север часть видов доходит до южных склонов Восточных Гималаев и тропических районов Китая — до провинции Юньнань и острова Тайвань). Некоторые виды обитают в Новой Гвинее и в Квинсленде. В Новом Свете имеются всего 2—3 вида, произрастающих от Мексики до Коста-Рики, на острове Куба и в Бразилии.

У большинства драцен цветки белые или розовые, раскрывающиеся ночью, с приятным запахом, особенно у *драцены душистой* (D. fragrans), цветки которой издают аромат свежего сена или меда. Околоцветник достигает в длину 45 мм, сегменты околоцветника большей частью соединены в трубку до 1/3 длины венчика. Цветки выделяют сравнительно много нектара и привлекают различных насекомых — преимущественно ночных бабочек, которые играют основную роль в перекрестном опылении растений.

Среди драцен известны деревья, на стволах которых имеются кроваво-красные пятна смолянистого сока, так называемой «драконовой крови». Еще Диоскориду, известному врачу и ботанику, было известно о существовании на острове Сокотра драконова дерева, которое затем получило название *драцены киноварно-красной* (D. cinnabari, рис. 92). Это живописное дерево встречается там почти повсюду — на скалах и утесах, преимущественно на высоте 1300—1600 м над уровнем моря (табл. 22). Жители острова Сокотра называют смолистый сок, источаемый деревом, «кровью двух братьев» или «драконовой кровью». Согласно старинной легенде индийцев, дракон пристрастился к слоновой крови. Он обычно обвивался вокруг хобота слона и выпивал всю кровь. Но однажды умирающий слон упал и раздавил дракона, и их кровь перемешалась. Эту смешанную кровь назвали киноварью, а затем так стали называть красную землю, содержащую ртуть.

Драконово дерево Сокотры близкородственно драконовым деревьям Канарских островов, Сомали и Эфиопии. Знаменитое канарское *драконово дерево* (D. draco, рис. 92) произрастает на острове Мадейра (где сохранились лишь маленькие деревья на недоступных скалах в прибрежной полосе), на островах Тенерифе и Пальма и островах Зеленого Мыса. На Канарских островах оно растет в субтропическом поясе на высоте 100—400 м над уровнем моря и культивируется в долинах. На островах Зеленого Мыса леса почти вырублены и драконовы деревья сохранились преимущественно на склонах гор среди ксерофитной растительности, где старые экземпляры (в возрасте около 100 лет) достигают в высоту всего 5 м. Листья на крупных деревьях, изредка произрастающих в долинах, постоянно срезает местное население. Тревожит факт, пишет Кнут Бистрэм (1960), что молодые драконовы деревья безжалостно вырубают и их осталось очень мало, а на некоторых островах они совсем исчезли. Наиболее знаменитое дерево из окрестностей города Икод на острове Тенерифе погибло от урагана в 1868 г.

Оно достигало в высоту около 23 м, а в обхвате 15 м. Его ствол, суженный к основанию конусом, был внутри совсем пустой (в XV в. там помещался алтарь). Знаменитый ученый-путешественник Александр Гумбольдт, который видел это дерево в 1799 г., предполагал, что ему 6 тыс. лет. Однако в настоящее время на основании наблюдения над ростом деревьев, как сообщает Карл Мегдефрау (1975), исследователи пришли к заключению, что этот возраст был сильно преувеличен и, возможно, самому старому дереву было не более 600 лет. Сейчас чемпионом среди драценовых считается драконово дерево, имеющее в обхвате около 8 м при высоте 21 м. Оно произрастает на том же острове в окрестности города Оротава (возможно, оно было посажено). Его возраст, как предполагают, не более 265 лет.

Цветение драконова дерева наступает в 8—11 лет, а иногда и в 25—30 лет. К этому времени ствол достигает в высоту нескольких метров, листья по всей его длине уже опали, на стволе остаются заметные рубцы от черешков. Цветение происходит не каждый год, а через несколько лет (так, за 185 лет дерево на Тенерифе цвело 11—13 раз, т. е. через 14, 2—16, 8 лет). После первого цветения ствол значительно увеличивается в толщину, в среднем дерево прибавляет в год на 2—3 см, рубцы исчезают, и оно начинает ветвиться в верхней части. У старых деревьев образуются воздушные корни и происходит выделение смолистого ярко-красного сока — «драконовой крови», которую на Сокотре и на Канарских островах получают главным образом путем подсочки. Этот сок содержит пигменты дракокармин и дракорубин. Из него получают лак, который идет на покрытие металла. Смолистый сок используют в народной медицине и для подкраски вина. «Драконова кровь» была обнаружена на Канарских островах и в пещерах доисторических людей. Предполагают, что ее применяли для бальзамирования.

Еще одно небольшое африканское драконово дерево, или *драцена омбет* (D. ombet, рис. 92), высотой до 12 м, произрастает в горах Южного Судана, на высоте 1300—1600 м над уровнем моря. В горах Сомали, почти на таких же высотах, обитает сомалийское драконово дерево, или *драцена расколотая* (D. schizantha). Наконец, сравнительно недавно в горах Китая, в провинции Юньнань, было обнаружено, что *драцена камбоджийская* (D. cambodiana) также выделяет смолистый сок — «драконовую кровь».

Драцены в основном используют как декоративные растения. Большинство видов введено в культуру в прошлом веке из тропической Африки и с Маскаренских островов. Одно из любимых растений, выращиваемых в закрытых помещениях,— драцена душистая, распростра-

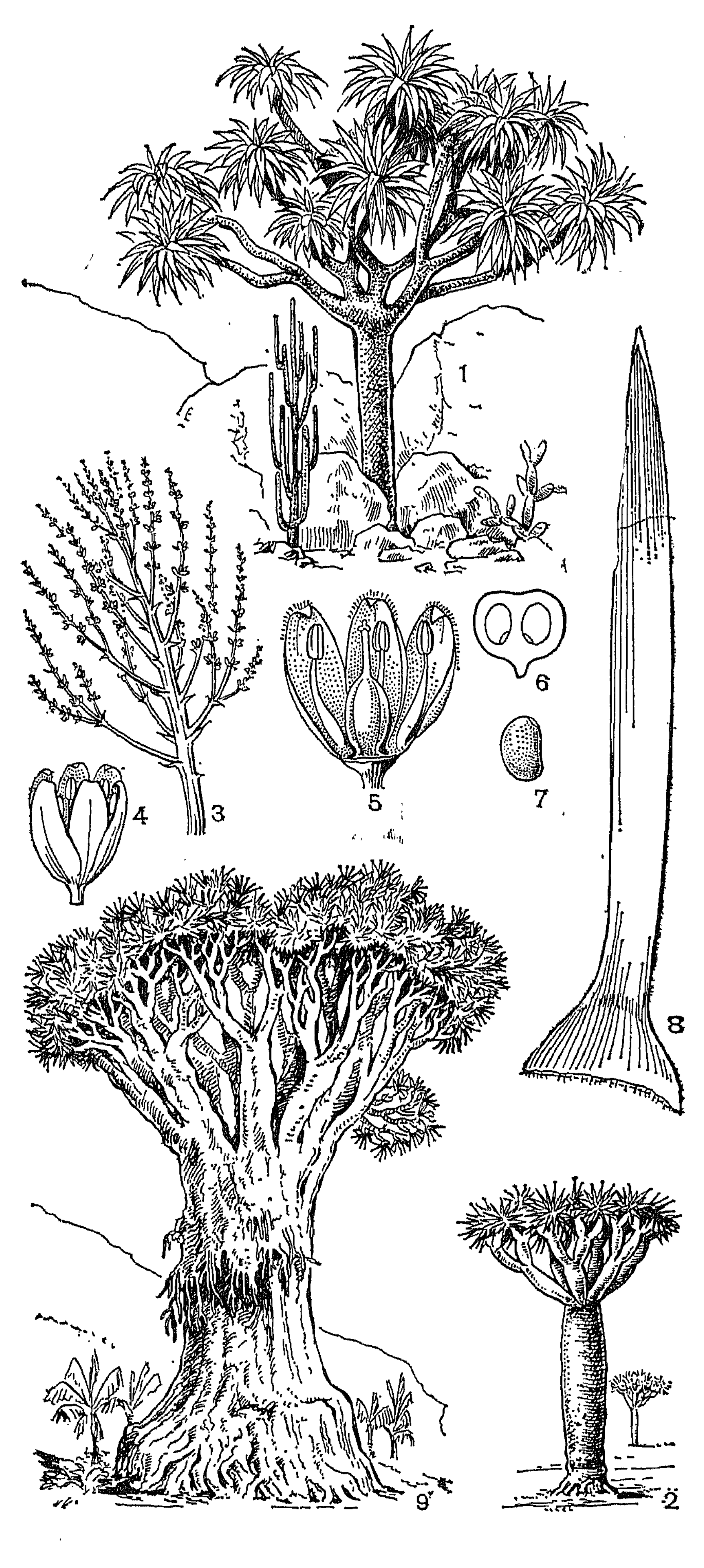


Рис. 92. Драцена (Dracaena).

Драцена омбет (D. ombet): *1* — общий вид. Драцена киноварно-красная (D. cinnabari): *2* — общий вид; *3* — часть соцветия; *4* — цветок; *5* — продольный разрез цветка; *6* — продольный разрез плода; *7* — семя; *8* — лист. Драконово дерево (D. draco) на острове Тенерифе: *9* — общий вид.

ненная в тропической Африке от Гвинеи и Сьерра-Леоне до Малави. В комнатах, оранжереях разводят нарядный гвинейский полукустарник с ложномутовчатым расположением листьев — *драцену Годсефа* (D. godseffiana) и другие виды. Известны разнообразные пестролистные формы тропической африканской *драцены деременской* (D. deremensis) и южноафриканской драцены из влажных субтропических лесов — *драцены Хукера* (D. hookeriana). С острова Маврикий введена в культуру *драцена закривленная* (D. reflexa), названная так за наклоненные вниз листья. Несколько особых разновидностей ее встречаются и в горных лесах Мадагаскара. Крупными цветками отличаются соцветия *драцены зонтиконосной* (D. umbraculifera), произрастающей на Мадагаскарских островах. На этих же островах обитает и *драцена нарядная* (D. concinna) с длинными блестящими желто-зелеными волнистыми листьями с красноватым краем.

Вместе с кактусовыми, различными видами юкки и агавы в пустынях, полупустынях и в сухих кустарниковых зарослях Северной Америки можно встретить виды *нолины* (Nolina), *дазилириона* (Dasylirion) и *калибануса* (Calibanus), входящих в состав трибы нолиновых. Нолиновые являются характерными представителями и эндемиками Мадреанской (или Сонорской) флористической области — центра развития ксерофитной североамериканской флоры. Нолиновые — многолетние травы или кустарники, нередко с большим подземным каудексом. У *нолины Бигелова* (Nolina bigelovii), произрастающей по сухим каменистым и пустынным склонам в Соноре, Западной Аризоне, Сиуатаке и в Южной Калифорнии, каудекс может достигать в ширину 1 м. Суккулентное растение *нолина отогнутая* (N. recurvata) имеет стебель, вздутый при основании в виде большой луковицы, который служит для сохранения воды; большой стебель может снабжать растение водой даже в течение всего года. Листья у большинства нолиновых несут черты ксерофильного или суккулентного растения. Они большей частью узколинейные, с хорошо развитой кутикулой, содержат много механических тканей, с колючками по краю. Нолиновые хорошо отличаются от драценовых двудомными или полигамно-двудомными цветками, а также очень маленьким кожистым венчиком, сегменты которого почти свободные. У нолины завязь 3-гнездная, с 2 семязачатками в каждом гнезде, а у дазилириона завязь 1-гнездная, с 3 или 6 семязачатками. Плоды этих двух родов приспособлены к распространению ветром. У дазилириона они не раскрывающиеся, односемянные, 3-гранные и у многих видов с 3 крыльями, на членистых плодоножках (плоды отваливаются вследствие отделения плодоножек). При ветре крылатые плоды легко могут передвигаться как по воздуху, так и по поверхности земли. На песке такие плоды меньше засыпаются. Плоды нолины шаровидные, раскрывающиеся, и под действием ветра они легко катятся по земле. Большинство видов дазилириона имеют высокие соцветия, что увеличивает дальность полета их плодов.

В роде нолина около 30 видов, распространенных в основном в Мексике, 9 видов — в южной части США, 1 вид встречается в Гватемале. Северная граница ареала рода проходит на западе США, в южной части горного штата Колорадо, а на юго-востоке — в штате Южная Каролина. Цветки у нолины диаметром 2—4 мм, раскрытые, слабодушистые, по 2—3 в пазухе небольших зубчатых прицветников на веточках 2-го и 3-го порядков, собранные большей частью в почти сидячие метелки или редуцированную кисть. Опыляются насекомыми. У нас на Черноморском побережье Кавказа в парках можно встретить мексиканскую *нолину длиннолистную* (N. longifolia, рис. 93). В Южной Мексике она произрастает в горах на высоте до 3000 м. Это небольшое вечнозеленое дерево высотой до 3 м с разветвленным на вершине и расширенным при основании стволом.

В роде дазилирион 20 видов. Большинство произрастает совместно с разными видами нолины, но ареал рода в целом более ограничен. В США встречаются только 5 видов. Многие виды растут на Мексиканском нагорье и в штате Коаула. В пустынях Аризоны, где жара летом достигает +52 °C, в формациях креозотового куста произрастает *дазилирион Уилера* (Dasylirion wheeleri, рис. 93). В районе Соноры и Чихуахуа дазилирион встречается совместно с *нолиной мелкоплодной* (Nolina microcarpa) и другими видами нолины. Этот вид испытывается в культуре на Южном берегу Крыма. В Центральной Мексике в горных пустынях на высоте 2200—2400 м растет *дазилирион кисточковый* (Dasylirion acrotrichium) с толстым древовидным стеблем и нередко без видимого ствола. Этот вид уже с начала прошлого столетия разводится в Западной Европе. На Черноморском побережье Кавказа в парках и садах, кроме этого вида, можно встретить *дазилирион длиннейший* (D. longissimum) из Восточной Мексики, *дазилирион сизолистный* (D. glaucophyllum) из Центральной Мексики со стволом высотой до 5 м и сизыми тусклыми листьями, *дазилирион злаколистный* (D. graminifolium) из Восточной и Центральной Мексики, имеющий невысокий стебель и зеленые блестящие листья. В Северной Америке распространен в культуре еще *дазилирион техасский* (D. texanum) с небольшим стеблем, но с очень длинным соцветием.

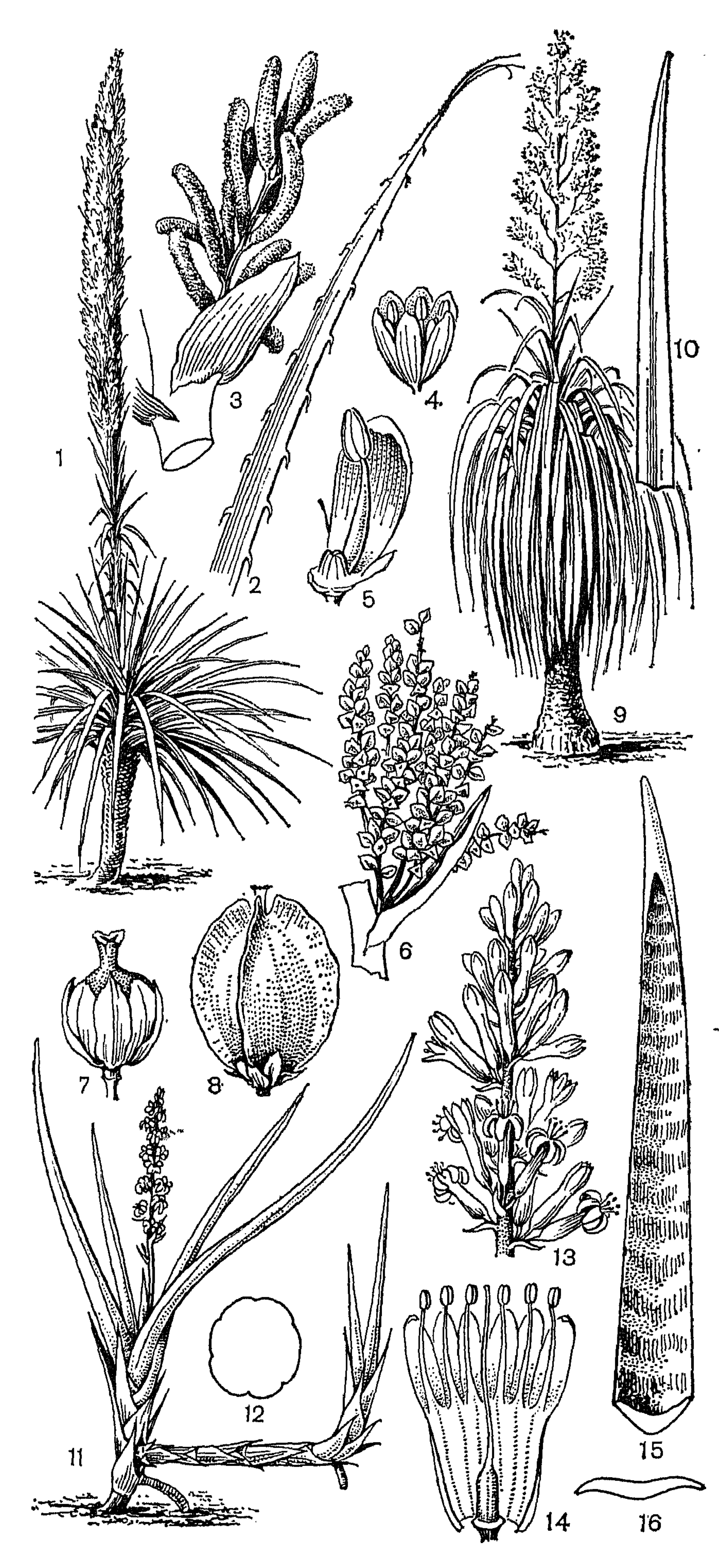


Рис. 93. Драценовые.

Дазилирион Уилера (Dasylirion wheeleri): *1* — общий вид; *2* — часть листа; *3* — часть мужского соцветия; *4* — мужской цветок; *5* — сегмент околоцветника с тычинкой; *6* — часть женского соцветия (с плодами); *7* — женский цветок; *8* — плод. Нолина длиннолистная (Nolina longifolia): *9* — общий вид; *10* — часть листа. Сансевьера полукустарниковая (Sansevieria suffruticosa): *11* — общий вид; *12* — поперечный разрез через лист. Сансевьера Роксбурга (S. roxburghiana): *13* — часть соцветия; *14* — анализ цветка; *15* — часть листа; *16* — поперечный разрез листа.

В Мексике листья дазилириона и нолины употребляют для плетения корзин, шляп, а иногда и для покрытия крыш. По всей мексиканской территории, где встречаются большие заросли дазилириона, приготовляют из стеблей алкогольный напиток «сотол».

Многолетние, вечнозеленые, травянистые, с большими суккулентными листьями представители рода *сансевьера* (Sanseviеria, около 60 видов в Африке и Азии) выделяются в отдельную трибу сансевьериевых. По строению цветков и плодов этот род чрезвычайно близок к драцене и кордилине. Однако сансевьера резко отличается от родов трибы собственно драценовых по облику и строению семян (по общей форме зародыша и числу слоев внешнего интегумента).

Сансевьеры — корневищные растения с розетками прямостоячих мясистых листьев, достигающих в длину 2 м. Плоские или желобчатые, полуцилиндрические или цилиндрические листья служат им как бы резервуаром, в котором накапливается и сохраняется вода (благодаря богато представленной водозапасающей паренхиме), необходимая для переживания сухого периода в переменно-влажных и сухих тропиках. Для побегов некоторых видов — *сансевьеры цилиндрической* (S. cylindrica) и *сансевьеры полукустарниковой* (S. suffruticosa, рис. 93) — характерна резкая дифференциация на две различные части. Каждая часть побега сначала растет в горизонтальном направлении и несет чешуи, а затем изменяет направление на вертикальное и начинает образовывать нормальные листья. Основная ось побега располагается на поверхности земли и несет на себе поочередно то чешуи, то нормальные листья.

Значительное большинство видов распространено в тропической Африке. Они растут в саваннах, иногда образуя куртины под баобабами или на песчаных местах в пустыне Сомали; нередко виды сансевьеры густыми зарослями встречаются по открытым долинам рек рядом с молочаями. В Гвинее на южных склонах возвышенности Фута-Джаллона, рядом с водопадом Кинкон, по берегам рек и на выступах скал можно встретить совершенно бесстебельную, с плоскими листьями, украшенными оригинальным волнистым рисунком *сансевьеру трехполосную* (S. trifaciata), которую обычно неправильно называют *сансевьерой гвинейской* (S. guineensis). На Мадагаскаре произрастает небольшая *сансевьера самбиранская* (S. sambiranensis) с очень коротким соцветием. На скалах и песчаных склонах острова Шри-Ланка распространена *сансевьера цейлонская* (S. zeylanica). В Бирме и Восточной Индии обитают еще 3 вида.

Цветки у сансевьеры белые или розовато-лиловые, реже зеленые, обычно в пучках, в густом цилиндрическом или головчатом соцве-

тии. Цветонос в нижней части с очередными прицветными листьями или чешуями. Каждый цветок с маленьким прицветничком на короткой цветоножке с сочленением в верхней части. Околоцветник с трубкой и с линейными, прямыми или часто закрученными лопастями, равными трубке или короче ее. На дне трубки цветка скапливается нектар, который выделяется септальными желёзками, находящимися у основания завязи. Кроме септальных нектарников, имеются еще внецветковые, расположенные на ветвях соцветия желёзки, выделяющие сахаросодержащую жидкость. Тычинки длиннее венчика, прикрепленные в нижней части трубки. Завязь 3-гнездная, с 1 семязачатком в каждом гнезде; столбик длинный, рыльце головчатое. Плод — шаровидная ягода, желтая или оранжевая, 1—3-семянная, бородавчатая. Семена сжатошаровидные, твердые. Цветки сансевьеры открываются в конце дня или ночью и опыляются преимущественно длиннохоботковыми насекомыми из отряда перепончатокрылых.

Сансевьера цейлонская и сансевьера трехполосная служат источником ценного технического волокна и культивируются во многих тропических странах. В Африке выращивают для получения волокна еще сансевьеру цилиндрическую, а в Индии — *сансевьеру Роксборо* (S. roxburghiana, рис. 93). Более 10 видов рода сансевьера (известных в садоводстве под названием «щучий хвост») культивируют как комнатные растения, а в теплых странах — в открытом грунте, где их иногда сажают вдоль изгородей. Наиболее распространены в культуре сансевьера трехполосная и сансевьера цейлонская.

СЕМЕЙСТВО ТЕКОФИЛЕЕВЫЕ (TECOPHILAEACEAE)

В этом семействе 6 родов и около 20 видов. Роды *валлерия* (Walleria, рис. 94), и *цианелла* (Cyanella, рис. 95) распространены в Южной и тропической Африке, в то время как роды *конантера* (Conanthera, рис. 96), *текофилея* (Tecophilaea, рис. 97) и *зефира* (Zephyra, рис. 96) эндемичны для Чили. Лишь один род *одонтостомум* (Odontostomum) растет обособленно от двух основных частей ареала семейства в Калифорнии. Семейство текофилеевые занимает в некоторых отношениях промежуточное положение между мелантиевыми и ирисовыми, но стоит ближе к последним. Некоторые текофилеевые, как *текофилея цианокрокус* (Tecophilaea cyanocrocus, рис. 97), даже внешне сходны с представителями ирисовых. Семейство это довольно разнородно, и его объем поэтому еще окончательно не установлен.

Текофилеевые — многолетние травы с волокнистыми клубнелуковицами или реже (вал-

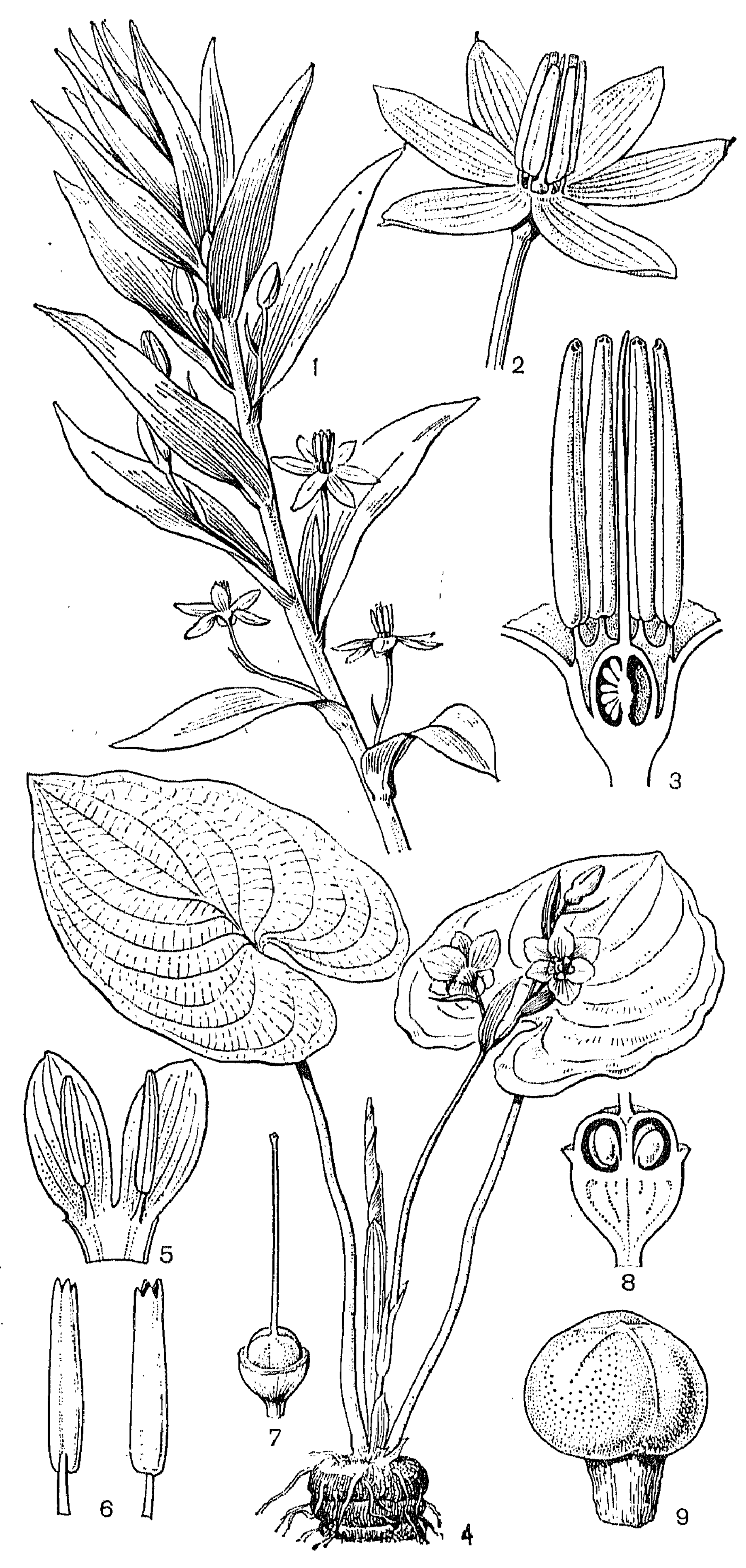


Рис. 94. Текофилеевые и цианастровые.

Валлерия Макензи (Walleria mackenzii): *1* — часть растения; *2* — цветок; *3* — продольный разрез завязи. Цианаструм сердцевиднолистный (Cyanastrum cordifolium): *4* — общий вид; *5* — сегменты околоцветника с тычинками; *6* — тычинки; *7* — гинецей; *8* — продольный разрез завязи; *9* — рыльце.

лерия) клубнями. Стебли у них однолетние, прямостоячие, иногда колючие, или же они редуцированы, и соцветие возвышается непосредственно над приземными листьями. Листья приземные или реже стеблевые, от 1 до многочисленных, двурядные или в розетках, очень разной формы. Сосуды встречаются только в корнях и характеризуются лестничной перфорацией. Устьица аномоцитные. Цветки обоеполые, актиноморфные или слегка зигоморфные, собраны в простые кисти или в метелки. Сегментов околоцветника 6, обычно более или менее сросшихся. Тычинок 6, приросших к сегментам околоцветника; все тычинки фертильные или иногда 2—3 превращены в стаминодии; нити тычинок иногда более или менее сросшиеся у основания. Пыльники часто с надсвязником, прикреплены основанием, раскрываются верхушечными порами или короткой верхушечной щелью. Пыльцевые зерна обычно однобороздные, иногда с трехлучевой бороздой. Гинецей из 3 плодолистиков, синкарпный, с шиловидным или нитевидным столбиком и маленьким цельным рыльцем; завязь полунижняя, с 2 (одонтостомум) или многими анатропными семязачатками в каждом гнезде. Плод — трехбороздная локулицидная коробочка. Семена многочисленные, более или менее шарообразные или яйцевидные, с крупным зародышем, окруженным мясистым эндоспермом.

Текофилеевые подразделяются на 2 трибы — валлериевые и собственно текофилеевые.

Триба *валлериевых* (Wallerieae) состоит из единственного рода *валлерия* (Walleria, рис. 94), насчитывающего всего 3 вида, распространенных в тропической и Южной Африке. Как и все остальные текофилеевые, виды валлерии — типичные геофиты. Но, в отличие от других представителей семейства, подземные запасающие органы которых представляют собой типичные клубнелуковицы, у валлерии это глубокосидящие в почве картофелеподобные клубни, несущие волокнистые корни. От клубней отходят прямостоячие стебли, обычно снабженные крючковидно загнутыми колючими шипами. Листья все стеблевые, очередные, сидячие (у *валлерии изящной* — W. gracilis — стеблеобъемлющие), от линейных до ланцетных; у валлерии изящной, а иногда также у *валлерии поникающей* (W. nutans) нижняя сторона листа покрыта небольшими шипами; листья валлерии изящной на верхушке вытянуты в загнутый или спирально закрученный усик. Цветки пазушные, одиночные, на загнутых вниз тонких и длинных цветоножках; изредка в пазухах прицветничков развивается второй цветок. Сегменты околоцветника белые (валлерия изящная) или ярко окрашенные (от розовых до синих), у основания сросшиеся в очень ко-

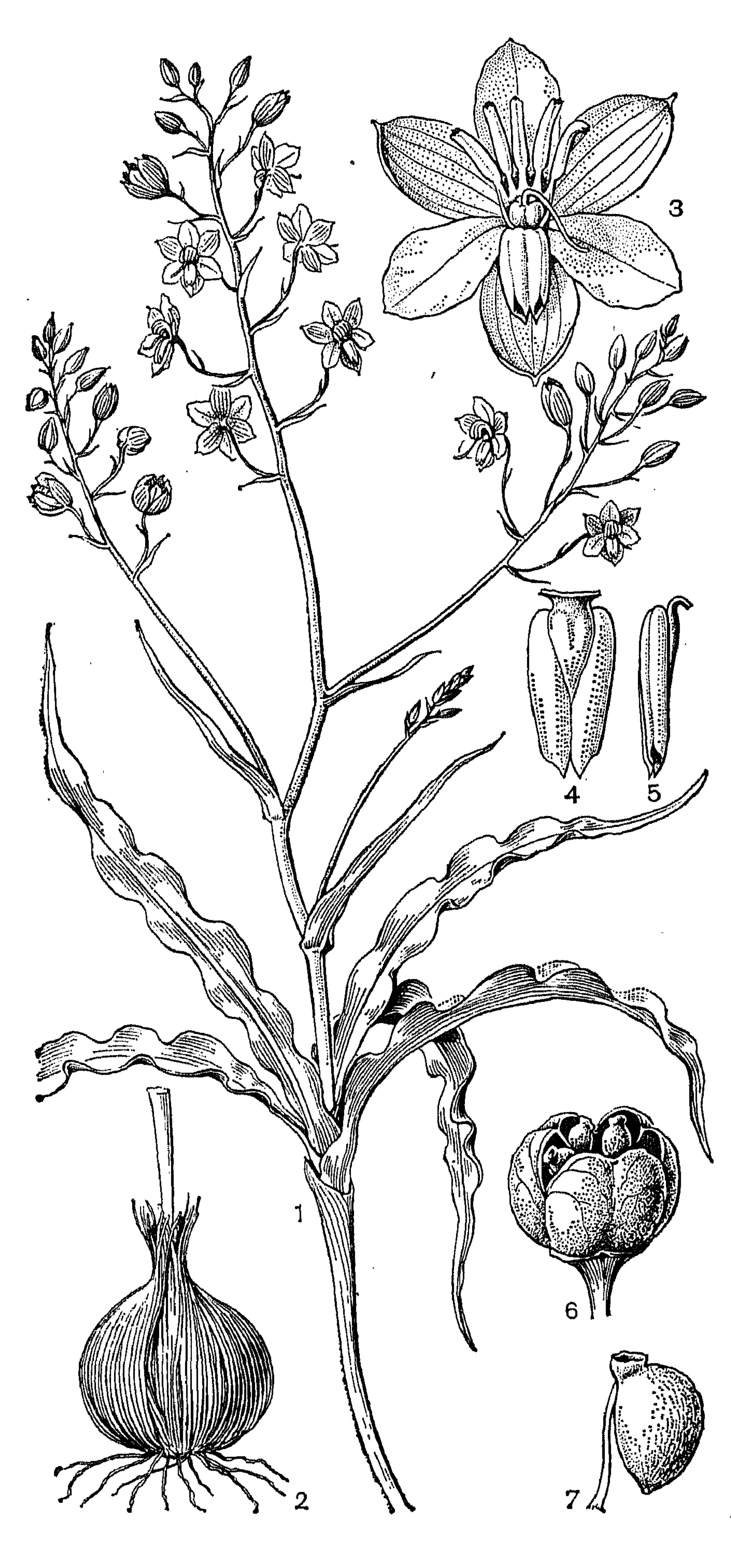


Рис. 95. Цианелла капская (Cyanella capensis):

1 — часть растения; 2 — луковица; 3 — цветок; 4, 5 — тычинки; 6 — плод; 7 — семя.

роткую трубку; лопасти околоцветника отогнуты наружу, но после цветения складываются и закрывают завязь. Все 6 тычинок фертильные, приросшие к трубке околоцветника; нити тонкие, очень короткие, у основания сросшиеся; пыльники линейные, у валлерии поникающей и валлерии изящной на верхушке конусообразно сближенные; у всех трех видов валлерии они раскрываются верхушечными порами. Завязь шаровидная, с шиловидным столбиком, заканчивающимся маленьким рыльцем. Семена покрыты более или менее продольными рядами бородавок; на верхушке каждой бородавки сидит пучок очень коротких одноклеточных волосков, чем семена валлерии отличаются от семян всех остальных текофилеевых. Виды валлерии обычно произрастают на песчаной почве в редколесьях, кустарниковых зарослях или же в открытых грассленд ах (валлерия изящная). Местные жители клубни валлерии употребляют в пищу как в сыром, так и в печеном виде. Бушмены из жареных клубней валлерии готовят специальную кашу.

В трибу *текофилеевых* (Tecophilaeeae) входят 5 родов. В отличие от валлерии подземный орган представителей трибы собственно текофилеевых — клубнелуковица.

У южноафриканской цианеллы (рис. 95, 8 видов) глубоко погруженная в почву клубнелуковица образует длинную тонкую шейку. Листья приземные, супротивные или в розетках, образующие в нижней части трубчатое влагалище (наружные влагалища лишены пластинок, часто перепончатые). Цветки у цианеллы в простых или ветвистых кистях, с цветоножками, обычно согнутыми, и с актиноморфным или слегка зигоморфным, чаще ярко окрашенным околоцветником, опадающим вместе с тычинками. Пыльники вскрываются апикальными порами, которые бывают часто утолщены. Столбик шиловидный. Семена яйцевидные, черные, блестящие.

Чилийский род конантера (рис. 96, 5 видов) характеризуется клубнелуковицей, покрытой волокнисто-сетчатой оболочкой, 2—3 ланцетными или линейно-ланцетными приземными листьями, синими цветками в рыхлых кистях, сегментами околоцветника, сросшимися у основания в короткую трубку. Тычинки очень короткие, короче околоцветника и прикреплены к его трубке, все фертильные и одинаковые. Пыльники вскрываются верхушечными порами. Такого же типа клубнелуковица у другого чилийского рода — текофилея (2 вида). Листьев у него несколько или только 1, приземные. Цветок 1 или несколько. Околоцветник колокольчатый, синий. Из 6 тычинок 3 фертильные и 3 превращены в стаминодии. Наконец, третий чилийский род — зефира, состоящий

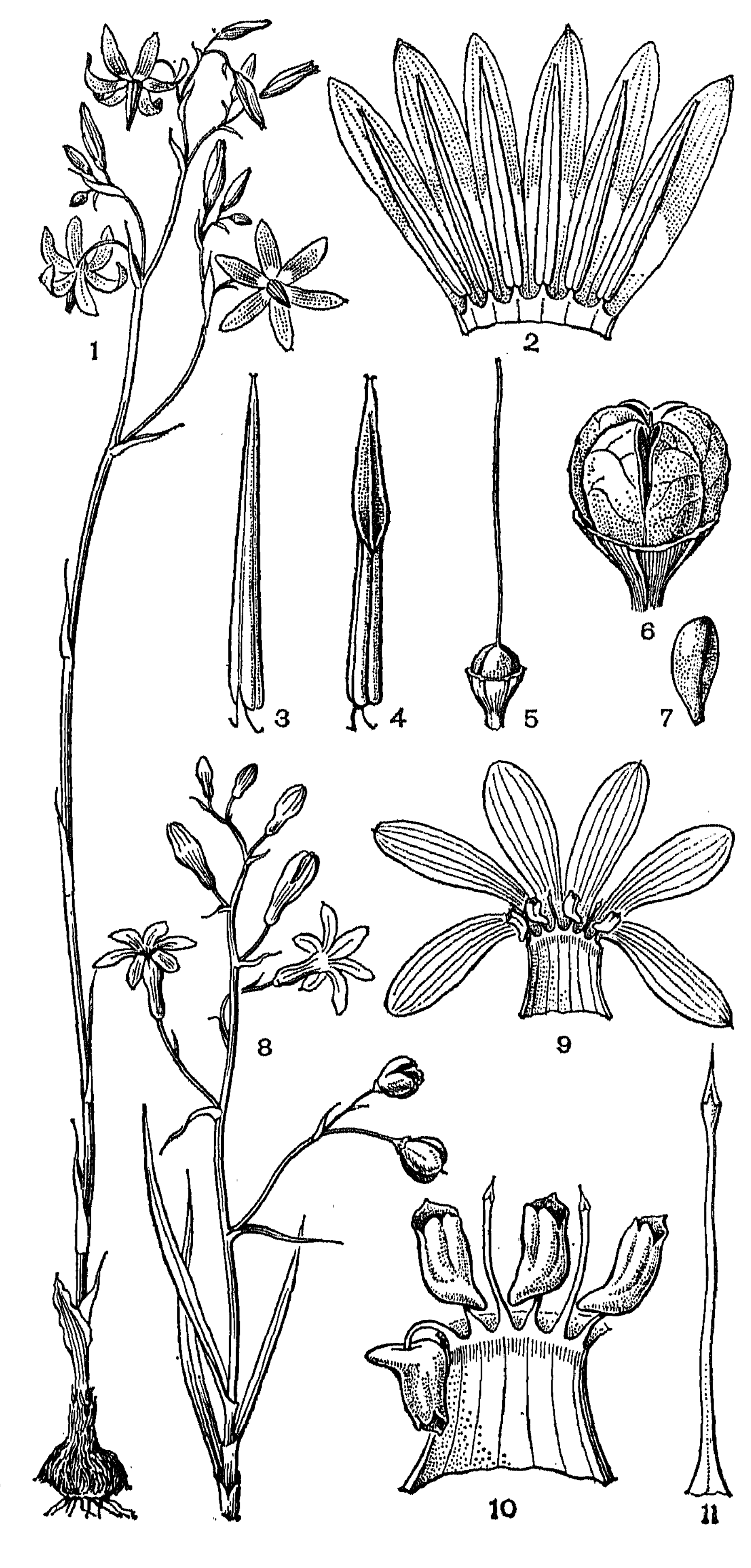


Рис. 96. Текофилеевые.

Конантера двулистная (Conanthera bifolia): *1* — общий вид растения; *2* — часть цветка в развернутом виде; *3, 4* — тычинка; *5* — гинецей; *6* — плод; *7* — семя. Зефира прелестная (Zephyra amoena): *8* — часть растения; *9, 10* — часть цветка в развернутом виде; *11* — стерильная тычинка.

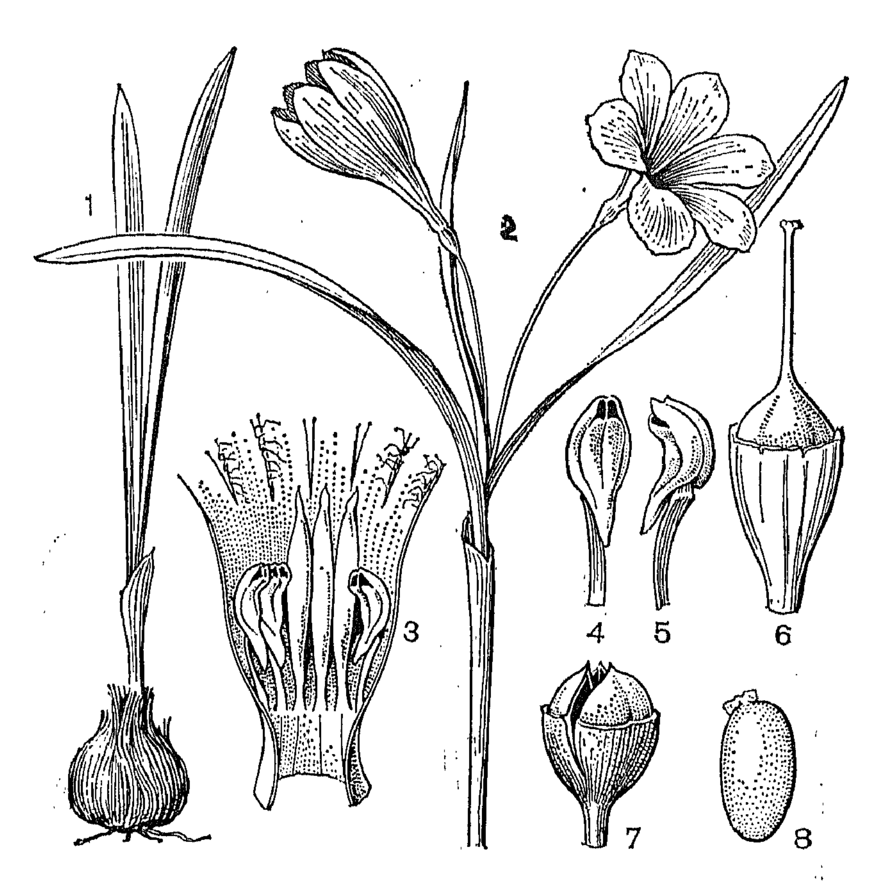


Рис. 97. Текофилея цианокрокус (Tecophilaea cyanocrocus):

1, 2 — общий вид; *3* — цветок в развернутом виде; *4, 5* — тычинки; *6* — гинецей; *7* — плод; *8* — семя.

только из 1 вида, имеет такую же клубнелуковицу, как у первых двух видов, приземные линейные листья и синие цветки в кистях. Тычинки очень короткие, прикреплены к зеву трубки околоцветника, причем 3 из них фертильные, а 3 стерильные.

Последний род в семействе текофилеевых — монотипный калифорнийский род одонтостомум. Клубнелуковицы у него сходны с таковыми чилийских родов, листья линейные, околоцветник с цилиндрической трубкой, снабженной 6 мелкими, узкими, линейными чешуями между тычинками. Тычинки все фертильные и одинаковые, причем нити соединены у основания в трубку. Пыльники вскрываются верхушечными порами. Завязь с 2 семязачатками в каждом гнезде.

СЕМЕЙСТВО ЦИАНАСТРОВЫЕ (CYANASTRACEAE)

В этом семействе всего один род *цианаструм* (Cyanastrum, рис. 94, *4—9*), насчитывающий 6 видов, обитающих в лесах тропической Африки. Это типичные лесные геофиты с коротким четковидным корневищем, состоящим из толстых клубневидных члеников. Членики сосудов с лестничной перфорацией, приурочены к корням. Листья почти исключительно приземные, с замкнутым влагалищем и более или менее явственно расчлененные на черешок и пластинку; пластинка у некоторых видов ланцетная (*цианаструм Буссе* — C. bussei) или заостренно-эллиптическая (*цианаструм хостолистный* — C. hostifolium), но у остальных видов (например, у *цианаструма сердцевиднолистного* — C. cordifolium, рис. 94, *4—9*) пластинка с явственным серцевидным основанием; в зависимости от формы листовой пластинки жилкование от параллельного до дугонервного, причем главные жилки соединены между собой поперечными жилками. Устьица парацитные. Характерно наличие в черешке и пластинке схизогенных каналов, содержащих масло. Цветки в кистях или метелках, заканчивающих цветонос, актиноморфные, обоеполые. Околоцветник из 6 синих лепестковидных сегментов в 2 неравных кругах; сегменты сросшиеся у основания в короткую трубку. Тычинок 6 в 2 кругах; нити короткие, у основания приросшие к сегментам околоцветника; пыльники прикреплены к нити основанием, раскрываются верхушечной порой или короткой щелью. Пыльцевые зерна однобороздные, иногда с трехлучевой бороздой. Гинецей из 3 плодолистиков, синкарпный; завязь полунижняя, 3-лопастная и 3-гнездная, с 2 анатропными семязачатками в каждом гнезде; столбик нитевидный, отходит из углубления между лопастями завязи и заканчивается коротким 3-лопастным рыльцем. Имеются септальные нектарники. Плод развивается только из одного плодолистика, обычно плоды односемянные, сухие. Семена без эндосперма, с относительно крупным зародышем и особым типом перисперма, развивающимся из тканей халазы (так называемый халазосперм) и содержащим крахмал и масло.

Хотя морфология цианаструма изучена относительно довольно хорошо, его биология, в том числе репродуктивная биология, остается фактически неизученной.

СЕМЕЙСТВО ИРИСОВЫЕ, ИЛИ КАСАТИКОВЫЕ (IRIDACEAE)

Наверное, всем известны такие декоративные растения, как *касатик*, или *ирис* (Iris, табл. 23, 24), *шпажник*, или *гладиолус* (Gladiolus, табл. 26, *3*), и *шафран*, или *крокус* (Crocus, табл. 25). Все они принадлежат к семейству ирисовые, включающему еще целый ряд красивоцветущих растений. Ирисовые — довольно большое семейство, в которое входят около 1800 видов, принадлежащих к 75—80 родам. Ареал этого семейства очень велик: он охватывает почти всю сушу земного шара, исключая большую часть Арктики, крайний север таежной зоны Евразии, а также некоторые пустыни и участки равнинных тропиков с дождевыми лесами. Однако на протяжении этого обширного ареала ирисовые распределены очень

неравномерно. В значительной по площади северной его части с умеренно теплым климатом представлены лишь немногие роды этого семейства, из которых дальше всего на север — до южных районов Арктики — проникают богатые видами роды ирис и *сисиринхий*, или *голубоглазка* (Sisyrinchium). Резко выделяются две области наибольшего разнообразия ирисовых: южноафриканская, где встречаются 45 родов и около 900 видов и центрально-южноамериканская с меньшим количеством родов и видов. Очень бедны представителями этого семейства Юго-Восточная и Южная Азия. В Австралии, Тасмании и Новой Зеландии ирисовые представлены 7 родами, из которых 3 эндемичных — *изофизис* (Isophisis), *диплларрена* (Diplarrhena) и *патерсония* (Patersonia) — очень оригинальны по морфологии. Особенно много эндемиков — 28 родов и около 450 видов — в Южной Африке (Капское флористическое царство), причем ареал многих из них (например, своеобразных полукустарников *витсении* — Witsenia и *клаттии* — Klattia) ограничен небольшим по площади участком в юго-западной части Капской земли. Преимущественное распространение ирисовых в южном полушарии позволяет связывать происхождение этого семейства с частями древней Гондваны, о чем свидетельствует, в частности, существование разрывов в ареалах некоторых родов (например, *диэтеса* — Dietes) между Южной Африкой, Австралией и Новой Зеландией. Американские роды значительно более обособлены от африканских и австралийских, однако один вид преимущественно американского рода сисиринхий — *сисиринхий красивый* (Sisyrinchium pulchellum) — распространен в Австралии, Новой Зеландии и Новой Гвинее.

Почти все ирисовые — многолетние травы, часто эфемероиды с мясистыми корневищами, клубнями и луковицами. Лишь представители 3 южноафриканских родов трибы *нивениевых* (Nivenieae): *нивения* (Nivenia), витсения и клаттия — являются своеобразными вечнозелеными полукустарниками с разветвленными одревесневающими стеблями высотой до 0,5 м, обладающими способностью к вторичному росту (рис. 98). Наибольшей высоты — до 1,8 м — достигают, однако, стебли некоторых травянистых растений из родов ирис и *уотсония* (Watsonia). Напротив, у видов крокуса, *галаксии* (Galaxia) и *сирингодеи* (Syringodea) стебель редуцирован до очень короткой стрелки, несущей цветок и расположенной во время цветения под поверхностью земли. Сосуды в стебле имеются только у сисиринхия, обычно же они находятся только в корнях, причем у видов триб *аристеевых* (Aristeeae) и нивениевых они имеют более примитивную, лестничную перфорацию.



Рис. 98. Ирисовые — полукустарники.

Витсения маура (Witsenia maura): *1* — цветущая ветвь; *2* — цветок. Клаттия разделенная (Klattia partita): *3* — цветущая ветвь; *4* — цветок.



Рис. 99. Ирисовые.

Ирис грузинский (Iris iberica): *1* — общий вид. Юнона великолепная (Juno magnifica): *2* — общий вид; *3* — наружный листочек околоцветника; *4* — внутренний листочек околоцветника; *5* — лопасть столбика.

Листья ирисовых без черешков (рис. 99), расположены обычно двурядно и делятся на влагалищеобразное основание и пластинку с параллельным жилкованием. Наиболее распространенная форма листовых пластинок мечевидная, особенно характерная для корневищных родов, например ириса или сисиринхия. Такие пластинки имеют две боковые поверхности, которые фактически являются сторонами разросшейся нижней поверхности листа. Несколько реже встречаются листья с линейной или ланцетной пластинкой обычного для большинства однодольных строения: с развитыми верхней и нижней поверхностями (например, у видов очень близкого к ирису рода *юнона* — Juno, рис. 99, 2, табл. 26, *2*). У крокусов такие листья очень узкие, с завернутыми вниз боковыми сторонами. Представители двух южноафриканских родов — *тритониопсиса* (Tritoniopsis) и *анапалины* (Anapalina) — имеют очень жесткие, кожистые листья с выступающими главными жилками. Пожалуй, наиболее специализированное строение листовых пластинок встречается у некоторых клубневых и луковичных эфемероидов. У них пластинки имеют цилиндрическую или четырехгранную форму (например, у восточносредиземноморского *иридодиктиума сетчатого* — Iridodictyum reticulatum, табл. 24, *4—5*, известного также под названием *ирис сетчатый* — Iris reticulata), вероятно происходящую от мечевидной формы, свойственной более примитивным родам.

Для большинства луковичных и клубневых ирисовых характерно присутствие влагалищеобразных низовых листьев, у некоторых видов шафрана достигающих значительной величины и окутывающих в виде чехла весь побег до его выхода на поверхность почвы. У всех ирисовых имеются также верховые, влагалищеобразные листья, прицветники и предлистья, образующие обертку или покрывало для одного или нескольких цветков. Они могут быть очень различными по величине, форме и консистенции у разных родов, а у капского полукустарника клаттии они ярко окрашены, выполняя функцию привлечения насекомых-опылителей.

Актиноморфные или зигоморфные и тогда двусторонне-симметричные цветки ирисовых обычно имеют относительно крупные размеры (исключая капский род *микрантус* — Micranthus) и собраны в верхоцветные соцветия, которые, однако, могут редуцироваться до одного цветка (у крокуса, некоторых видов ириса и в других родах). У шпажника и многих других родов трибы *иксиевых* (Ixieae) цветки собраны в односторонние колосовидные соцветия, причем каждый цветок окружен оберткой из прицветника и двукилевого предлиста, а у некоторых видов южноафриканского рода *бобартии*

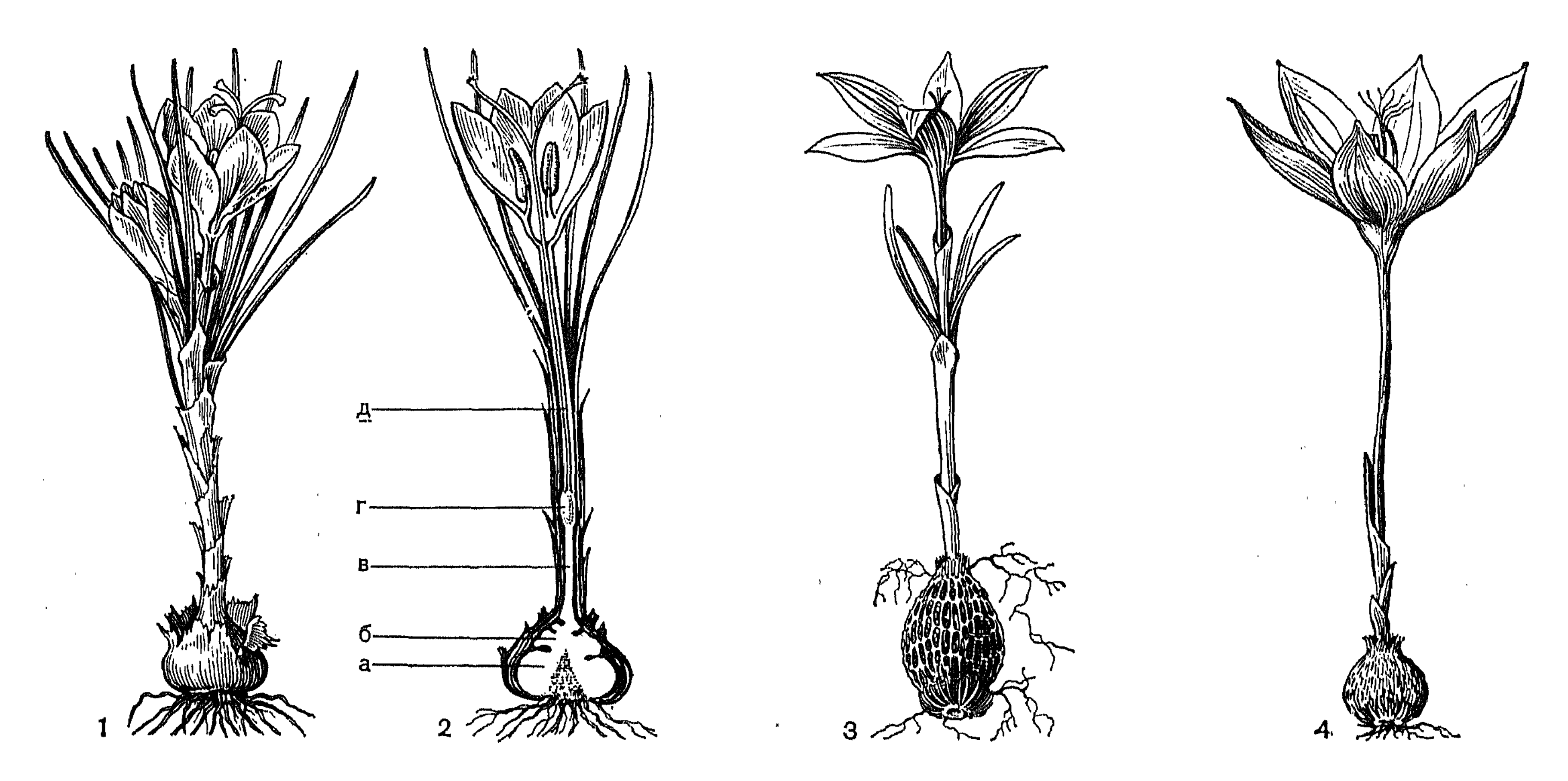


Рис. 100. Крокус, или шафран (Crocus):

1 — шафран посевной (C. sativus); 2 — он же на продольном разрезе через растение (а — старый клубень, б — молодой клубень, в — стрелка, г — завязь, д — трубка околоцветника); 3 — шафран сетчатый (C. reticulatus); 4 — шафран прекрасный (C. speciosus).

(Bobartia) цветки собраны довольно густыми головками.

Околоцветник цветка ирисовых венчиковидный, трехмерный и состоит из 2 кругов сегментов, которые могут быть до основания свободными (например, у сисиринхия) или сросшимися в более или менее длинную трубку. Особенно большой длины — часто свыше 10 см — трубка околоцветника достигает у крокуса (рис. 100) и близкой к нему сирингодеи, где она выполняет функцию вынесения цветка над поверхностью почвы при сильно редуцированном стебле. У обоих этих родов завязь во время цветения находится довольно глубоко под поверхностью земли.

Сегменты обоих кругов околоцветника часто отличаются друг от друга по форме и величине, что можно видеть уже на примере хорошо всем известного ириса (рис. 99, *1*), имеющего очень сложное строение в связи с высокой специализацией к энтомофилии. Все сегменты околоцветника у видов этого и родственных родов сужены у основания в ноготок. Доли внутреннего круга направлены вверх и играют роль привлечения насекомых-опылителей; доли наружного круга обычно более широкие, отогнуты в стороны и являются посадочной площадкой для них. Уже у некоторых видов ириса сегменты внутреннего круга становятся небольшими и очень узкими, а у американской *тигридии* (Tigridia, табл. 26, *1*) и австралийской патерсонии они вообще малозаметны. Гораздо реже — только у австралийско-южноамериканского рода *либертии* (Libertia) — имеется обратное соотношение: наружные сегменты околоцветника становятся очень мелкими, как бы образующими чашечку. Соцветия некоторых видов этого рода (рис. 101) внешне очень похожи на соцветия стрелолиста (Sagittaria). У наиболее примитивных родов семейства, например у сисиринхия, все 6 сегментов околоцветника вполне свободны и сходны друг с другом по форме и величине.

В пределах трибы иксиевых (в принимаемом нами более широком ее объеме) есть роды с сильно зигоморфными цветками, по строению нередко напоминающими цветки норичниковых или губоцветных. Из видов флоры СССР двусторонне-симметричные цветки у шпажника (рис. 102, *8*), еще более зигоморфные они у южноафриканских родов *антолиза* (Antholyza), *аномалесия* (Anomalesia), *кентросифон* (Kentrosiphon) и др. У кентросифона верхний сегмент околоцветника сильно увеличен, образуя верхнюю губу, а остальные, значительно более мелкие, образующие нижнюю губу, имеют у основания мешковидное вздутие (рис. 103, *6*). Околоцветник антолизы имеет длинную узкую трубку и еще более похож по строению на венчик некоторых губоцветных.

В семействе ирисовых и даже в пределах одного только рода ирис можно встретить почти

все возможные варианты окраски цветков. Нередко сегменты околоцветника очень пестро окрашены, например у некоторых тигридий или ирисов. У степного *ириса карликового* (Iris pumila) в одной популяции можно встретить цветки разнообразной окраски, от чисто-желтых до сине-фиолетовых. Существенно различаются роды ирисовых по времени цветения каждого цветка. Так, у родов из триб *ирисовых* (Irideae) и *сисиринхиевых* (Sisyrinchieae) цветение одного цветка продолжается менее суток, а у родов из триб иксиевых и *шафрановых* (Croceae) — по нескольку суток.

Лишь у рода *кампинема* (Campynema) с 2 видами в Тасмании и Новой Каледонии и монотипного новокаледонского рода *кампинеманта* (Campynemanthe), отнесенных А. Л. Тахтаджяном (1980) к семейству ирисовых, имеется 6 тычинок; у всех остальных ирисовых 3 тычинки. У многих родов с актиноморфными цветками, в том числе у сисиринхия, нити тычинок более или менее срастаются друг с другом в трубку, окружающую завязь. В зигоморфных цветках шпажника или антолизы тычинки обычно тесно сближены и располагаются под верхней долей околоцветника, играющей роль верхней губы. В качестве исключения цветки австралийской дипларрены имеют только 2 развитые тычинки (и 2 ветви столбика), а третья видоизменена в стаминодий. Как правило, тычиночные нити прикреплены к основанию сегментов околоцветника, а в цветках, околоцветник которых имеет более или менее длинную трубку,— у основания отгиба, где обычно находятся и вместилища нектара в виде небольших ямок. Пыльцевые зерна ирисовых очень разнообразны по строению, однако чаще всего имеют однобороздную оболочку.

Гинецей ирисовых синкарпный и образован 3 плодолистиками. Завязь почти всегда нижняя и 3-гнездная, с многочисленными (очень редко немногими) семязачатками. Единственными исключениями являются тасманский изофизис с верхней завязью и средиземноморский *гермодактилус* (Germodactylus) с одногнездной завязью, в отношении других деталей строения цветка близкий к ирису. Лишь у родов из триб аристеевых и ниверииевых столбик заканчивается почти цельным рыльцем (рис. 104, *3*). Обычно же он делится на 3 ветви, строение которых связано со способом опыления и имеет большое систематическое значение. У ириса и представителей многих других родов трибы ирисовых ветви столбика лепестковидно расширены и делятся на 2 направленные вверх лопасти — «гребешки». Близ основания этих лопастей на нижней поверхности ветвей столбика располагаются клапановидные рыльца, воспринимающая пыльцу поверхность которых находится



Рис. 101. Ирисовые.

Либертия чилийская (Libertia chilensis): *1* — соцветие. Сисиринхий горный (Sisyrinchium montanum): *2* — общий вид; *3* — соцветие при плодах. Беламканда китайская (Belamcanda chinensis): *4* — нижняя часть растения; *5* — соцветие.

на их обращенной наружу стороне. Каждая ветвь столбика образует как бы свод над верхней поверхностью наружных сегментов околоцветника. У африканского рода *феррария* (Ferraria) ветви столбика над клапановидными рыльцами перисто рассечены (рис. 103, *8*). Крупные, бахромчатые по краю ветви столбика у патерсонии как бы замещают здесь редуцированный внутренний круг околоцветника (рис. 104, 7). У видов шафрана 3 ветви столбика могут, в свою очередь, многократно ветвиться, причем рыльца располагаются по краю особых впадин на верхушках конечных ветвей.

По строению плодов ирисовые довольно однообразны: все они имеют плод — многосемянную синкарпную коробочку, вскрывающуюся локулицидно — по средней жилке каждого из трех плодолистиков. Нередко при вскрывании коробочки ее створки расходятся лишь в верхней части, в других случаях (например, у некоторых ирисов), напротив, створки остаются спаянными у верхушки коробочки. Семена могут быть самой различной формы, определяющейся их расположением в коробочке и способом распространения. В частности, они могут иметь мясистый ариллусоподобный придаток или крыловидную кайму. Как и у многих других семейств однодольных, в семенах ирисовых обильный эндосперм и маленький зародыш.

В экологическом отношении ирисовые являются преимущественно растениями открытых пространств, от болот и берегов водоемов до степей и пустынь. Среди них нет настоящих лесных видов, хотя некоторые, обычно обитающие на лесных полянах и опушках, могут заходить и в разреженные участки леса (например, *ирис безлистный* — Iris aphylla — в дубравах юга европейской части СССР). На болотах и по берегам водоемов растут некоторые виды ириса (например, широко распространенный в Евразии *ирис болотный* — I. pseudacorus, табл. 23, *2*), африканской уотсонии и сисиринхия; на болотистых местах растет и своеобразный капский полукустарник *витсения маура* (Witsenia maura, рис. 98, *1*) и многие виды других родов. Целый ряд ирисовых приурочен к лугам различных типов, как равнинным, так и высокогорным, хотя доминантами или эдификаторами они здесь обычно не являются. Это преимущественно корневищные виды из родов ирис, сисиринхий и других, хотя среди луговых ирисовых встречаются и клубневые (например, многие виды шпажника). Еще более многочисленны ирисовые в травянистых и кустарниковых группировках ксерофитной растительности низкогорий, где особенно много видов эфемероидов с клубнями и луковицами, предки которых, по-видимому, имели корневища.



Рис. 102. Ирисовые.

Лаперузия ароматнейшая (Lapeirousia odoratissima): *1* — общий вид; *2* — верхняя часть столбика; *3* — завязь; *4* — семя. Фреезия переломанная (Freesia retracta): *5* — общий вид; *6* — продольный разрез через цветок; *7* — ветви столбика. Шпажник черепитчатый (Gladiolus imbricatus): *8* — общий вид; *9* — цветок в продольном разрезе; *10* — плод; *11* — семена.

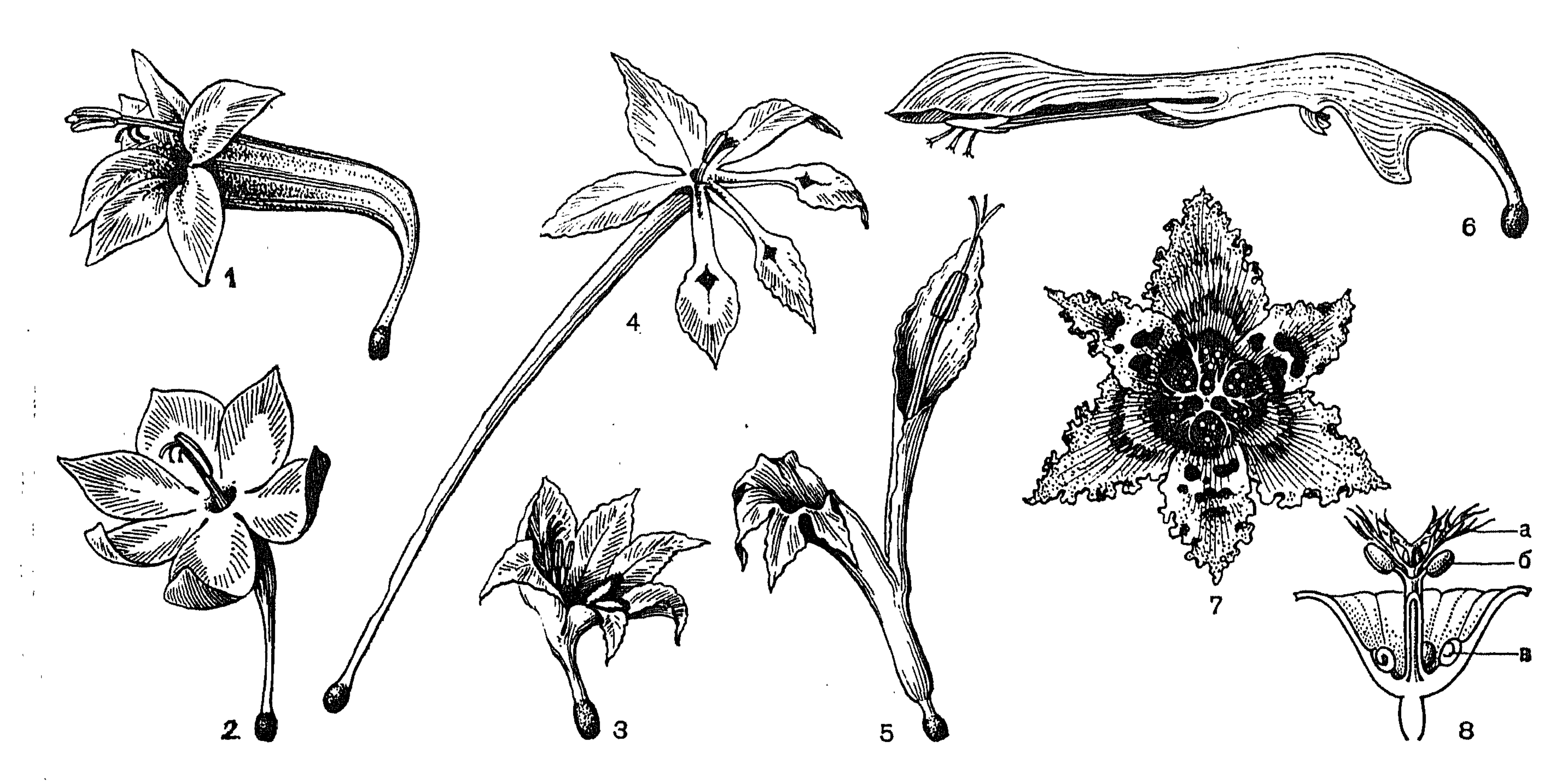


Рис. 103. Цветки ирисовых:

1 — уотсония Шлехтера (Watsonia schlechteri); *2* — уотсония окаймленная (W. marginata); *3* — бабиана складчатая (Babiana plicata); *4* — бабиана трубкоцветковая (B. tubiflora); *5* — бабиана раскрытая (B. ringens); *6* — кентросифон мешковидный (Kentrosiphon saccatus); *7* — феррария волнистая (Ferraria undulata); *8* — цветок феррарии волнистой в продольном разрезе (*а* — ветви столбика, *б* — пыльники, *в* — вместилища нектара).

В частности, очень заметную роль играют многие ирисовые в районах Южной Африки с засушливым летним периодом и зимними осадками. Из ирисовых флоры СССР, обитающих в песчаных степях Казахстана и крайнего юга Сибири, а за пределами СССР — в Центральной Азии, следует особенно отметить *ирис тонколистный* (I. tenuifolia), нередко являющийся эдификатором растительных группировок. Это растение с очень узкими (шириной 1—2,5 мм) и жесткими листьями образует крупные и плотные дерновины.

Из представленных в семействе жизненных форм наименее специализированной можно считать жизненную форму примитивного и во многих других отношениях (лестничная перфорация сосудов, свободные сегменты околоцветника одинакового строения, почти цельное рыльце и т. п.) южноафриканского рода *аристея* (Aristea): прямостоячее полурозеточное растение со слабо облиственным, лишь в соцветии разветвленным стеблем и мочковатой корневой системой без каких-либо запасающих подземных органов стеблевого или листового происхождения (рис. 104, *1*). Мочковатая корневая система и у южноафриканских полукустарников из трибы нивениевых (рис. 98).

Среди довольно многочисленных корневищных ирисовых виды сисиринхия (рис. 101, *2*) имеют тонкие и обычно короткие корневища с относительно небольшими запасами питательных веществ и приурочены к более или менее влажным местообитаниям — лугам и болотам. Сложную систему толстых симподиальных корневищ образуют большинство видов ириса, многие из которых встречаются в областях с засушливым климатом. Такие корневища состоят из укороченных годичных побегов, покрытых рубцами от отмерших листьев. Первоначально они часто развиваются у поверхности земли, но затем втягиваются в землю с помощью контрактильных (сокращающихся) корней. По величине и форме годичных звеньев корневищ, как по годичным кольцам деревьев, можно не только определить возраст растения, но и выяснить, насколько благоприятными для него были отдельные годы. Обычно корневища ирисов живут до 8—13 лет.

По особенностям побегообразования виды ирисов делятся на плотнокустовые, рыхлокустовые и длиннокорневищные. Примером плотнокустового вида может служить упомянутый выше ирис тонколистный, а длиннокорневищного — обитающий на песках приречных террас Юго-Восточной Европы *ирис песчаный* (Iris arenaria) с обычно удаленными друг от друга надземными побегами.

У ирисовых — клубневых и клубнелуковичных геофитов — клубни, как правило, образуются из нижних междоузлий стебля. Только

у некоторых видов тигридии отмечается образование клубневидно утолщенных корней. Клубни стеблевого происхождения обычно закладываются уже на стадии проростка. Так, у проростка шпажника утолщается второе междоузлие над семядолей. Имеющиеся у цветущего растения шпажника или шафрана клубень и клубнелуковица являются результатом роста в предшествующий год. В то время как эти органы постепенно уменьшаются за счет расходования содержащихся в них питательных веществ, утолщается самое нижнее междоузлие цветущего побега, давая новый клубень, накапливающий питательные вещества для следующего года. У основания нового клубня образуются контрактильные корни, постепенно втягивающие его в землю. Клубни и клубнелуковицы обычно бывают одеты отмершими низовыми листьями, которые позднее расщепляются на волокна, образуя параллельно- или сетчато-волокнистый чехол вокруг клубня.

Луковицы, состоящие из более или менее утолщенного основания стебля — донца и мясистых чешуй листового происхождения, имеются, например, у близкородственных роду ирис и часто объединяемых с ним эфемероидных родов *ксифиум* (Xiphium), юнона и *гинандририс* (Ginandriris). У представителей последнего клубневидное донце луковицы одето чешуевидными с мясистым основанием листьями, которые постепенно становятся сухими и сетчато-волокнистыми. У распространенных в Средней и Юго-Западной Азии родов юнона и ксифиум стеблевая часть луковицы может быть слабо развита и основную ее часть составляют 3—5 (редко больше) мясистых чешуевидных листа. У также близкого к ирису и распространенного в Юго-Западной Азии рода *иридодиктиум* (Iridodictyum) основу небольшой луковицы составляет всего одна мясистая чешуя, сросшаяся своими боковыми сторонами. В ходе цветения и плодоношения эта чешуя становится сухой и сетчато-волокнистой, замещаясь вновь развившейся молодой чешуей.

Многие ирисовые, как корневищные, так и клубневые и луковичные, могут образовывать горизонтальные ползучие подземные побеги — столоны, дающие начало новым особям. Довольно широко распространен (например, у многих видов шпажника) и другой способ вегетативного размножения—образование придаточных клубеньков и луковичек у основания клубня или луковицы под их наружными оболочками. В садоводческой практике культивируемые ирисы легко размножают с помощью небольших отрезков их толстых корневищ.

Очень интересная жизненная форма геофита-эфемероида с редуцированным стеблем представлена среди ирисовых у видов древнесреди-

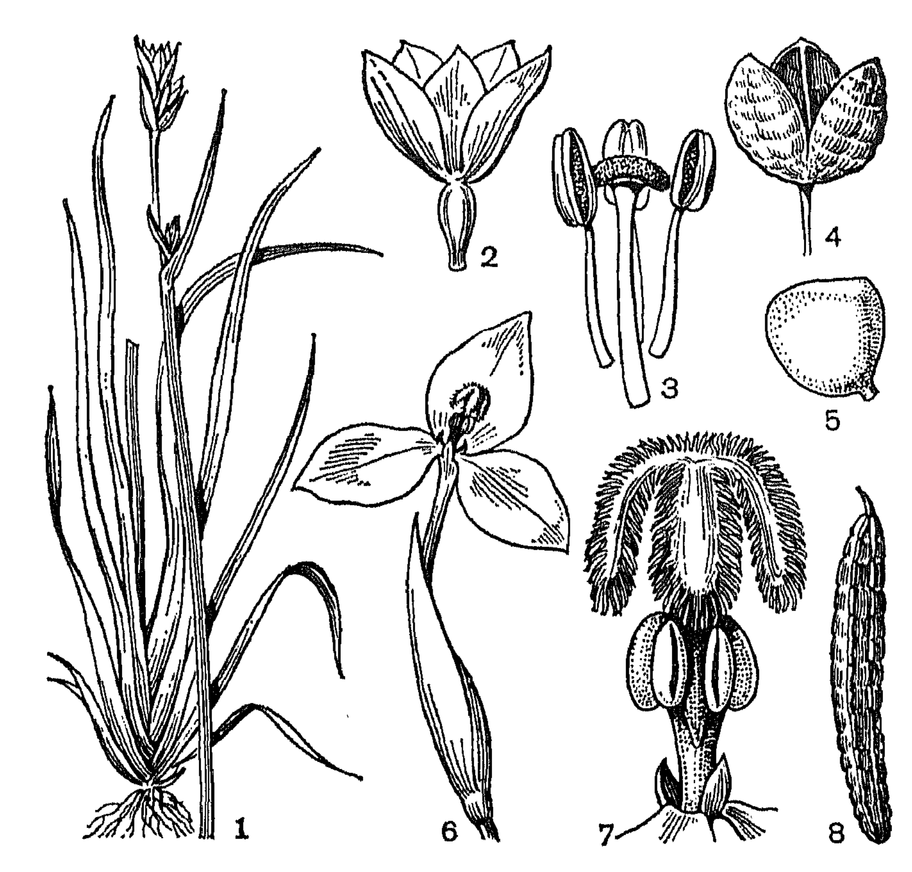


Рис. 104. Ирисовые.

Аристея крылатая (Aristea alata): *1* — общий вид; *2* — цветок; *3* — столбик с рыльцем и тычинки; *4* — раскрывшаяся коробочка; *5* — семя. Патерсония сизая (Patersonia glauca): *6* — верхушка стебля с оберткой и цветком; *7* — столбик с рыльцем и тычинки; *8* — плод.

земноморского рода шафран и у южноафриканских родов сирингодея и галаксия. У них очень короткая и несущая всего один цветок стрелка во время цветения находится глубоко в земле вместе с завязью цветка, который выносится на поверхность земли очень длинной и узкой трубкой околоцветника (рис. 100). Удлинение стрелки, главным образом за счет роста ее клеток, происходит только при созревании плода, который раскрывается уже на поверхности земли. Среди многочисленных видов шафрана имеются как ранневесенние виды с листьями, появляющимися к концу цветения, так и виды, цветущие осенью, причем листья у них могут появляться одновременно с цветком (как у культивируемого *шафрана посевного* — Crocus sativus) или на следующий год вместе с плодом (например, у крымско-кавказского *шафрана прекрасного* — C. speciosus, табл. 25, *3*). Шафран и галаксия очень сходны по облику, и прежде их относили к одной и той же трибе (или подсемейству) шафрановых. Однако это сходство оказалось результатом конвергенции. В настоящее время доказано, что галаксия очень тесно связана с родом *морея* (Moraea) из трибы ирисовых, замещающим близкий род ирис в тропической и Южной Африке, а шафран и сирингодея значительно ближе к родам трибы иксиевых. Средиземноморско-африканский род *ромулея* (Romulea) может быть



Рис. 105. Бабиана раскрытая (Babiana ringens): верхняя часть растения с опылителем — птицей из семейства нектарниц.

принят за переходный от иксиевых, имеющих развитые надземные стебли, к бесстебельным родам, подобным шафрану. Цветочные стрелки у видов этого рода нередко ветвятся и уже во время цветения растения достигают поверхности почвы, а цветки имеют короткую трубку околоцветника.

Цветки значительного большинства ирисовых опыляются с помощью насекомых. Однако некоторые африканские виды из родов уотсония (рис. 103), *бабиана* (Babiana, рис. 103, 105), кентросифон, аномалесия, *хазманта* (Chasmanthe) и анапалина имеют орнитофильные цветки: довольно крупные и обычно сильно зигоморфные, без запаха, но обильно выделяющие нектар. Их опылители — птицы из семейства нектарниц — просовывают головку внутрь цветка, касаясь ею сначала рылец, а затем глубже расположенных тычинок. Особенно специализированы в направлении орнитофилии цветки *кентросифона мешковидного* (Kentrosiphon saccatus), у которого нижняя губа околоцветника сильно укорочена и имеет мешковидный выступ, заполненный легко доступным для птиц нектаром (рис. 103, *6*); длинная верхняя губа прикрывает в виде крыши тычинки и столбик с рыльцами.

Энтомофильные цветки имеют очень различное строение в зависимости от особенностей насекомых-опылителей. Последних, как и опылителей-птиц, привлекает главным образом нектар, который вырабатывается специальными нектарниками, расположенными на завязи в местах срастания краев плодолистиков. Образующийся нектар может заполнять нижнюю часть трубки околоцветника, если последняя имеется, но чаще всего он находится в специальных вместилищах на внутренней стороне листочков или лопастей околоцветника близ места прикрепления к ним тычинок. У шафрана и других родов с узкой и длинной трубкой околоцветника нектар просачивается по трубке до расположенных у основания расширенной части околоцветника вместилищ.

Дополнительными средствами привлечения опылителей служит яркая окраска цветков, а иногда и листочков обертки, а также запах, свойственный многим ирисовым. Довольно сильным и приятным запахом обладают некоторые виды, опыляемые длиннохоботковыми ночными бабочками, особенно бражниками, например *лаперузия ароматнейшая* (Lapeirousia odoratissima), цветки которой имеют очень длинную трубку околоцветника (рис. 102, *1*). Напротив, неприятным запахом падали при очень короткой трубке околоцветника обладают цветки опыляемой короткохоботковыми мухами *феррарии волнистой* (Ferraria undulata) из Южной Африки (рис. 103, *8*). Интересно, что они и внешне напоминают падаль: доли околоцветника у них по краю волнистые и зеленоватые, а в остальной части пестрые темно-коричневые и беловатые. Цветки опыляемых ночными бабочками видов гесперанты (Hesperantha) открываются только вечером и закрываются на день. Трубку околоцветника средней величины обычно имеют виды, опыляемые крупными перепончатокрылыми и длиннохоботковыми мухами. Нередко виды одного и того же рода приспособлены к разным опылителям. Например, в южноафриканском роде бабиана *бабиана складчатая* (Babiana plicata) с короткой трубкой околоцветника опыляется перепончатокрылыми и мухами, *бабиана трубкоцветковая* (B. tubiflora) с очень длинной трубкой — длиннохоботковыми бабочками, *бабиана раскрытая* (B. ringens) с двугубым околоцветником оригинального строения — птицами (рис. 103, 105).

Цветки с наиболее просто построенным околоцветником из свободных сегментов, например у сисиринхия или аристеи, опыляются различными короткохоботковыми насекомыми. У этих родов, как и у большинства других родов ири-

совых, самоопылению препятствует протандрия: пыльники вскрываются одновременно с раскрыванием околоцветника, а ветви рыльца расходятся в стороны, открывая воспринимающую пыльцу поверхность, обычно при уже пустых пыльниках. У шпажника (рис. 102, *9*) и многих других ирисовых с зигоморфными цветками все 3 тычинки располагаются в верхней части более или менее двугубого околоцветника, и насекомые (обычно крупные перепончатокрылые), вползая в цветок, касаются их спинкой. Лопасти рыльца в начале цветения не только сомкнуты друг с другом, но и отклонены кверху, так что посещающие цветок насекомые их не задевают. При уже пустых пыльниках лопасти рыльца раскрываются и наклоняются книзу, так что вползающее в цветок насекомое касается спинкой прежде всего их, а затем уже пыльников. Однако в конце цветения, если перекрестное опыление не состоялось, у шпажника становится возможным самоопыление: рыльце поникающего цветка, отгибаясь книзу, касается пыльцы, выпавшей из пыльников на нижние сегменты околоцветника. У некоторых видов шпажника отмечена и гетеростилия, при которой рыльца у короткостолбиковых особей не возвышаются над верхушками тычинок и не могут быть опылены насекомыми.

У видов шафрана (рис. 100) 3 основные ветви столбика, в свою очередь, ветвятся, а рыльца находятся на более или менее вогнутых верхушках их конечных разветвлений. Насекомые (обычно шмели и другие крупные перепончатокрылые), вползая в цветок, прежде всего касаются спинкой выступающих над пыльниками ветвей столбика, и пыльца со спинки как бы счищается краями воронкообразных рылец. Затем насекомое соприкасается спинкой с пыльником, щель которого обращена наружу, и получают часть пыльцы из него. Выползая из цветка, насекомое вновь касается спинкой ветвей столбика, но пыльца со своего цветка на рыльца не попадает, так как последние обращены своей вогнутой поверхностью кверху. Цветки шафрана факультативно протандричны, возможно, в зависимости от погодных условий. Кроме того, они легко самоопыляются, что гарантирует образование плодов в случае неблагоприятных погодных условий, воздействию которых так часто подвергаются весеннецветущие и осеннецветущие виды. У многих видов имеется даже специальный механизм, обеспечивающий самоопыление в конце цветения. Трубка околоцветника удлиняется, прикрепленные в его расширенной части тычинки продвигаются вверх, и ветви не изменяющего свою длину столбика оказываются расположенными между пыльниками. Пыльники к этому времени тоже изменяют свое положение, поворачиваясь щелью внутрь цветка. Таким образом, пыльца из пыльников может попасть на рыльца при раскачивании цветка ветром; кроме того, самоопылению в этом случае способствуют посещающие цветок насекомые, которые, прикасаясь спинкой к пыльникам, вытряхивают пыльцу на рыльца. У культивируемого шафрана посевного рыльца всегда находятся значительно выше пыльников, однако этот вид всегда стерилен и, вероятно, возник в культуре в результате гибридизации нескольких видов.

У некоторых ирисовых в ходе сопряженной эволюции цветков и опыляющих их насекомых выработались сложные приспособления для более совершенного перекрестного опыления. Особенно интересен способ обеспечения перекрестного опыления у видов ириса и близких к нему родов, имеющих сходное строение цветка (рис. 106). Верхняя поверхность отклоненных в сторону и вниз наружных сегментов околоцветника выполняет здесь функцию посадочной площадки для насекомых-опылителей, причем у многих более специализированных видов на ней имеется бородка волосков, которая направляет движение насекомых внутрь цветка. Над каждым наружным сегментом околоцветника в виде низкого свода располагается лепестковидно расширенная двулопастная ветвь столбика с направленным вниз клапановидным рыльцем. Позади рыльца к нижней поверхности этой ветви прилегает пыльник одной из 3 тычинок. Таким образом, цветок ириса как бы делится на три самостоятельных отделения, каждое из которых очень сходно с двугубым цветком многих других растений. В начале цветения вследствие более или менее выраженной протандрии клапановидные рыльца прилегают своей передней, воспринимающей пыльцу поверхностью к нижней поверхности ветви столбика. Вползающее в это время в щель между ветвью столбика и наружным сегментом околоцветника насекомое касается лишь нижней поверхности уже вскрывшегося продольной щелью пыльника, откуда на его спинку попадает часть пыльцы. Когда клапановидное рыльце созревает, оно свешивается вниз воспринимающей пыльцу поверхностью навстречу насекомому, которое прежде всего касается спинкой его, а затем уже расположенного глубже пыльника. Выползая из цветка, насекомое еще раз касается спинкой пыльника, получая еще одну порцию пыльцы, а затем внутренней поверхности рыльца, которое под его давлением отгибается наружу и вверх. Поскольку внутренняя поверхность клапановидного рыльца не может воспринимать пыльцу, опыление пыльцой того же цветка в этом случае исключается и вообще может иметь место лишь в том случае,

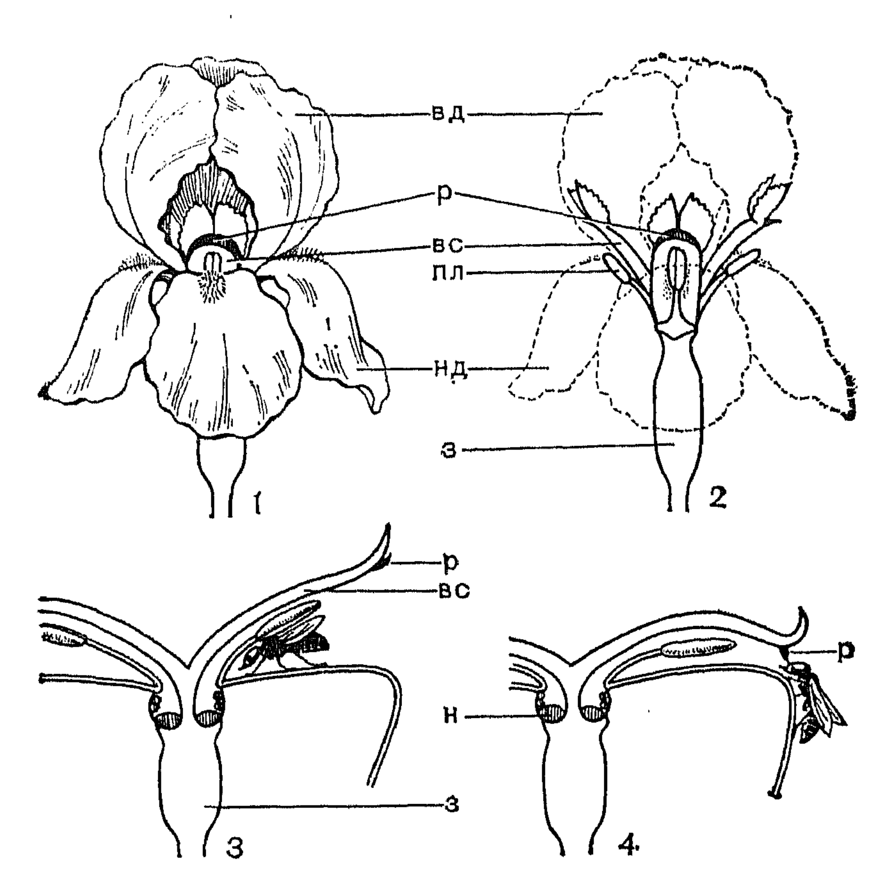


Рис. 106. Схема строения цветка ириса (*1* и *2*) и способ его опыления (*3* — в начале цветения, *4* — в конце цветения):

нд — наружные доли околоцветника, *вд* — внутренние доли околоцветника, *вс* — двулопастные ветви столбика, *р* — рыльца, *пл* — пыльники, *н* — нектар, *з* — завязь (по Г. И. Родионенко).

если насекомое последовательно посетит два или все три отделения одного и того же цветка, что бывает очень редко. У некоторых видов ириса направляющие движение насекомого расширенная ветвь столбика и наружный сегмент околоцветника настолько плотно пригнаны друг к другу, что приоткрыть их может только очень сильное насекомое, подобное шмелям, которые являются наиболее обычными опылителями цветков ириса. Протандрия у ирисов нередко определяется только морфологическим строением: рыльца созревают одновременно с вскрыванием пыльников, но некоторое время остаются прижатыми воспринимающей поверхностью к ветви столбика, что исключает возможность их опыления.

Многие ирисовые не имеют специальных приспособлений для распространения семян. Коробочки растрескиваются, створки их расходятся в стороны, и семена постепенно выпадают (барохория). При наличии относительно высоких стеблей и ветра семена и таким способом могут распостраняться довольно далеко; кроме того, уже выпавшие семена могут переноситься водными потоками или вместе с почвой на ногах животных и человека. Так, семена широко распространившегося в Европе, в том числе и в СССР, но происходящего из Северной Америки *сисиринхия горного* (Sisyrinchium montanum, рис. 101, *2*) часто разносятся на ногах человека, вследствие чего этот вид быстро расселяется вдоль троп. Выпавшие из коробочек семена болотных и прибрежных ирисов (например, обычного в СССР ириса водяного), имеющие несмачивающийся эпидермис и пористую оболочку, обычно распространяются водой, особенно во время весеннего половодья (гидрохория). Очень толстый слой пористой ткани, напоминающей пробку, имеется у семян *ириса винно-красного* (Iris vinicolor) из бассейна Миссисипи. Семена другого прибрежного вида — *ириса щетинистого* (I. setosa) могут плавать по воде, сохраняя всхожесть до 200 и более суток. Многим представителям семейства свойственна анемохория — распространение семян с помощью ветра. В разной степени крылатые семена отмечаются у некоторых ирисов, у видов шпажника и уотсонии, а также у представителей некоторых других родов. У ирисовых отмечается также мирмекохория — распространение семян с помощью муравьев. В частности, у семян ряда видов ириса и средиземноморского гермодактилуса имеются ариллусоподобные придатки, поедаемые муравьями.

Семейство ирисовых достаточно четко делится на 2 основных подсемейства: собственно *ирисовых* (Iridoideae) и *иксиевых* (Ixioideae), различающихся по продолжительности цветения отдельных цветков, строению соцветия и ряду других признаков. Первое из этих подсемейств представлено трибами *аристеевых* (Aristeae), *нивениевых* (Nivenieae), *сисиринхиевых* (Sisyrinchieae), *тигридиевых* (Tigridieae) и *ирисовых* (Irideae), а второе — трибами *иксиевых* (Ixieae) и *шафрановых* (Croceae). Кроме того, в особые монотипные подсемейства *изофизисовых* (Isophysidoideae) и *геосирисовых* (Geosiridoideae) могут быть выделены тасманский род изофизис и мадагаскарский род *геосирис* (Geosiris), систематическое положение которых все еще остается не вполне определенным из-за их недостаточной изученности. Изофизис, впервые отнесенный к ирисовым Дж. Хатчинсоном, обладает таким примитивным признаком, как верхняя завязь, и, вероятно, является остатком предковой для всех ирисовых группы, еще сохранившей много общего с другими семействами порядка лилейных. Геосирис, напоминающий по облику представителей семейства бурманниевых, был включен в семейство ирисовых еще Б. Байоном (1890), а в последнее время вновь присоединен к ним Р. Торном (1976) и А. Л. Тахтаджяном (1980). Это небольшое сапрофитное растение с корневищем и стеблем, покрытым чешуевидными листьями и заканчивающимися одним или несколькими зигоморфными цветками. Кроме того, А. Л. Тахтаджян (1980) перевел из семейства *гипоксисо-*

вых (Hypoxidaceae) в ирисовые роды кампинему и кампинеманту, выделяя их в подсемейство *кампинемантовые* (Campynemanthoideae). К сожалению, оба эти рода все еще очень мало изучены.

Из подсемейства собственно ирисовых наиболее примитивной может быть признана триба аристеевых, из 5 родов которой аристея встречается в тропической и Южной Африке, патерсония — в Австралии, Тасмании и Новой Зеландии и 3 рода в Андах Южной Америки. Все роды трибы — травянистые растения, для которых, как и для родов следующей трибы, характерно присутствие наиболее примитивных в семействе сосудов с лестничной перфорацией. Виды аристеи имеют мочковатую корневую систему, свободные листочки околоцветника одинакового строения, свободные тычинки и почти цельные рыльца (рис. 104, *1—3*). Остальные роды — корневищные травы с более или менее срастающимися в трубку листочками околоцветника. Интересная особенность патерсонии — значительная редукция внутренних листочков околоцветника (рис. 104, *6*).

Триба нивениевых близка к предыдущей трибе и нередко с ней объединяется, но принадлежащие сюда 3 южноафриканских рода: нивения, витсения и клаттия являются полукустарниками, обладающими способностью к вторичному росту (рис. 98). Сегменты околоцветника у основания сросшиеся, рыльце едва 3-лопастное, корневая система мочковатая. Как и аристеевые, прежде присоединялась к трибе сисиринхиевых, но отличается от нее по строению рылец и пыльцевых зерен, а также по жизненной форме.

Из 6 родов трибы сисиринхиевых бобартия встречается в Южной Африке, дипларрена — в Австралии, *тапейния* (Tapeinia) — на юге Чили, либертия и *ортозантус* (Orthosanthus) — в Австралии и Америке. Наиболее известный род — сисиринхий, включающий около 100 видов, распространен в Северной и Южной Америке, за исключением сисиринхия красивого, обитающего в Австралии, Новой Гвинее и Новой Зеландии. Некоторые виды культивируются в качестве декоративных растений и дичают, а один из них — сисиринхий горный (рис. 101, *2*) с небольшими голубовато-фиолетовыми цветками и коротким тонким корневищем полностью натурализовался во многих странах Европы, в том числе и на территории европейской части СССР (Прибалтика, Ленинградская и Московская области, запад Украины). В Андах некоторые виды сисиринхия поднимаются до 5000 м, а сисиринхий горный заходит в американскую Арктику, включая Гренландию. Для трибы сисиринхиевых характерны актиноморфные, быстро отцветающие цветки со свободными или почти свободными сегментами околоцветника, неразветвленные и нелепестковидные ветви столбика, тычинки, чередующиеся с ветвями столбика, и довольно тонкие корневища.

К трибе тигридиевых, включающей и ципуровые Хатчинсона, принадлежат 12 родов, распространенных главным образом в Центральной и Южной Америке, а также на юге США. Это луковичные и клубнелуковичные, редко корневищные растения с актиноморфными цветками, имеющими свободные или лишь немного сросшиеся у основания сегменты околоцветника. В отличие от предыдущей трибы, тычинки у них супротивны часто разветвленным ветвям столбика, и поэтому они более тесно примыкают к трибе ирисовых. Однако у тигридиевых нектароносные вместилища находятся на внутренних сегментах околоцветника, а у ирисовых — на наружных.

Наиболее известный род трибы — тигридия с 15 видами, большая часть которых является мексиканскими эндемиками. У видов этого рода крупные и красивые цветки с чашеобразным или колокольчатым околоцветником и сросшимися в трубку тычиночными нитями. Многие из них очень декоративны, в особенности культивируемая уже с начала XVI в. *тигридия павония* (Tigridia pavonia, табл. 26, *1*), называемая «тигровым цветком» из-за пестроокрашенного околоцветника, достигающего иногда в ширину 10—15 см. Сегменты околоцветника у нее снаружи обычно фиолетовые с желтыми полосками и пурпурными пятнами, внутри более крупные наружные сегменты светло-красные, а внутренние желтые с красными полосками и пятнами. Имеются садовые разновидности и с другой окраской цветков.

Около 15 родов трибы ирисовых распространены главным образом в Африке и внетропических областях Евразии. Лишь род ирис заходит в умеренно теплые и субтропические области Северной Америки. Во многом, исключая расположение нектароносных вместилищ, эта триба сходна с тигридиевыми, но представители входящих в нее родов, как правило, имеют более высокоспециализированные цветки часто с лепестковидно расширенными ветвями столбика. У представителей многих родов цветки сходны по строению и способу опыления с описанным выше цветком ириса.

Самый крупный по количеству видов род трибы и всего семейства — ирис, в который входит более 250 видов. Его ареал охватывает почти всю сушу между Северным полярным кругом и Северным тропиком. Наибольшее число видов приходится, однако, на страны Средиземноморья, Юго-Западную и Среднюю Азию, где встречаются также близкородственные луко-

вичные и клубнелуковичные роды юнона, ксифиум, иридодиктион, гинандририс и др. Все виды ириса в узком понимании этого рода — корневищные растения, очень различные по высоте стеблей и плотности дерновин. Цветки могут быть всегда одиночными на очень коротком (высотой до 5 см) стебле, например у *ириса карликового* (Iris pumila), или многочисленными на стеблях высотой до 150 см. Трубка околоцветника также варьирует от почти отсутствующей (у ириса щетинистого) до очень длинной (у ириса карликового).

Из большого числа культивируемых видов ириса, многие из которых, возможно, имеют гибридное происхождение, наиболее известны *ирисы германский* (I. germanica), *пестрый* (I. variegata, табл. 23, *1*), *бледный* (I. pallida), *флорентийский* (I. florentina), *бузинный* (I. sambucina), *тусклоцветковый* (I. squalens) и др. Существуют общества любителей ирисов и специальные журналы, посвященные этим растениям. Число садовых разновидностей ирисов необыкновенно велико и продолжает расти. По данным Г. И. Родионенко (1981), в настоящее время зарегистрировано более 30 000 сортов ирисов.

Из дикорастущих ирисов флоры СССР наиболее известны желтоцветковый *ирис болотный* (I. pseudacorus, табл. 23, *2*), *ирис сибирский* (I. sibirica, табл. 24, *3*) с синими цветками и довольно узкими листьями, лесостепной *ирис безлистный* (I. aphylla), степной ирис карликовый, очень узколистный и густодерновинный *ирис тонколистный* (I. tenuifolia), *ирис вильчатый* (I. dichotoma) с вильчато разветвленным соцветием и др. Много оригинальнейших видов ириса в низкогорьях Закавказья, Турции и Ирана, например *ирис грузинский* (I. iberica) с очень крупным одиночным цветком (рис. 99, *1*).

Стоит упомянуть еще о том, что именно цветок ириса был в дореволюционной Франции эмблемой французского королевского двора, его «геральдической лилией». Эти эмблемы наносились на королевские одежды, доспехи и другие предметы, принадлежавшие королям. Во время сражений французские солдаты несли впереди голубой флаг короля с тремя золотыми цветками ириса, символизирующими святую троицу.

Встречаются в культуре и другие роды трибы ирисовых. Из наиболее близких к ирису и часто объединяемых с ним родов часто культивируется в садах ранневесенний эфемероид — иридодиктиум сетчатый. Изредка культивируют виды рода *морея* (Moraea), замещающего близкий род ирис в Африке к югу от Сахары. Представители небольшого южноафриканского рода галаксия внешне очень сходны с шафраном, они также имеют стрелкообразный подземный стебель с одним цветком, однако этот род значительно ближе к таким родам трибы ирисовых, как *гомерия* (Homeria) и морея. Довольно обособленное положение в трибе занимает восточноазиатский род *беламканда* (Belamcanda), один вид которого — *беламканда китайская* (B. chinensis) заходит на крайний юг советского Дальнего Востока, где растет на песчаных местах близ морского побережья (рис. 101, *4*, *5*). По строению цветков это растение напоминает американские тигридии и также имеет пестрый околоцветник: красно-бурый или желтоватый с темно-пурпурными пятнами. Подобно многим другим ирисовым, беламканду китайскую культивируют в качестве декоративного растения.

В принимаемом нами более широком объеме триба иксиевых включает 30—32 рода, распространенных преимущественно в Южной Африке. Только род шпажник выходит за пределы Африканского континента, встречаясь в значительной части Европы, а также в Средней и Юго-Западной Азии. В отличие от представителей всех предыдущих триб иксиевые имеют длительно цветущие цветки и обычно колосообразные соцветия. Околоцветник у них всегда более или менее сростнолистный, ветви столбика простые или двураздельные (у *фреезии* — Freesia, уотсонии и некоторых других родов), но не лепестковидно расширенные, как у многих родов трибы ирисовых. Более типичные роды иксиевых (например, *иксия* — Ixia) имеют актиноморфные или едва зигоморфные цветки. Роды с сильно зигоморфными цветками более или менее двугубого строения, с тычинками, смещенными под верхнюю губу околоцветника, иногда выделяют в особые трибы *шпажниковых* (Gladioleae) и *антолизовых* (Antholyzeae). Все иксиевые — клубневые или клубнелуковичные растения, исключая небольшой африканский род *схизостилис* (Schizostylis) с короткими и толстыми корневищами.

Среди иксиевых много красивоцветущих растений, имеющих большое декоративное значение. Из них на первом месте стоит шпажник, или гладиолус, около 250 видов которого распространены главным образом в Африке к югу от Сахары. Немногие евразиатские виды с розовыми или розовато-фиолетовыми цветками, например *шпажник обыкновенный* (Gladiolus communis) и *шпажник черепитчатый* (G. imbricatus, табл. 26, *3*), довольно красивы (рис. 102, *8*, *9*) и широко культивировались в качестве декоративных растений в садах Европы. Однако с начала прошлого века их стали вытеснять еще более красивоцветущие африканские виды (*шпажник пурпурный* — G. cardinalis, *шпажник печальный* — G. tristis и др.), а также гиб-

риды между ними и европейскими видами. В настоящее время в культуре наиболее распространен гибридогенный *шпажник гибридный* (G. hybridus), имеющий цветки самой разнообразной окраски и представленный множеством садовых разновидностей. В Западной Европе и США работают общества любителей гладиолусов, регистрирующие все новые и новые сорта этого замечательного по своей декоративности растения.

Все более широко входит в культуру и другой род иксиевых — фреезия с 20 преимущественно южноафриканскими видами. Наибольшей популярностью пользуется *фреезия переломанная* (Freesia refracta), названная так за круто изогнутый под соцветием стебель (рис. 102, *5—7*). Подобно шпажнику, это клубневое растение с простым, реже ветвистым стеблем. Околоцветник из узкотрубчатого основания довольно резко расширяется в колокольчатую верхнюю часть и варьирует по окраске от белого до фиолетового. Цветки имеют сильный приятный запах. Фреезия введена в культуру с конца прошлого века, но уже имеются многочисленные садовые разновидности, из которых особенно выделяются так называемые суперфреезии со стрелками высотой до 1 м и цветками диаметром свыше 5 см.

Менее известны в СССР, но довольно широко культивируются за его пределами представители рода иксия, 44 вида которых распространены главным образом в засушливых районах Южной Африки. Много красивоцветущих декоративных растений в роде *лаперузия* (Lapeirousia) с 30 видами, из которых *лаперузия ароматнейшая* (L. odoratissima) из Анголы имеет белые, сильно душистые цветки с очень длинной трубкой околоцветника (рис. 102, *1—4*), а также в родах уотсония с 70 видами, *тритония* (Tritonia) с 40 видами и *крокосмия* (Crocosmia) с 7 видами.

К трибе шафрановых принадлежат 3 рода: ромулея с приблизительно 90 видами, распространенными в Средиземноморье, в горных районах тропической Африки и в Южной Африке, сирингодея с 10 южноафриканскими видами и шафран с 80 видами, распространенными в Южной Европе, Средиземноморье и Юго-Западной Азии. Эти растения габитуально очень отличаются от иксиевых, однако имеют с ними настолько близкое родство, что их нередко к ним присоединяют. Для шафрановых особенно характерна сильная редукция стебля и соцветия. Ромулея, у которой одноцветковые цветоносы уже во время цветения достигают поверхности земли, а цветки имеют очень короткую трубку околоцветника, занимает промежуточное положение между иксиевыми и остальными шафрановыми. Обычно этот род принимают за предковую группу по отношению к шафрановым — очень высокоспециализированным геофитам. Можно отметить, что у шафрана, подобно другому евразиатскому роду ирис, значительно более крупные хромосомы, чем у ромулеи, сирингодеи и родов трибы иксиевых.

Хотя виды ромулеи также встречаются в культуре, наибольшее хозяйственное значение из родов трибы имеет шафран. Один из видов этого рода — *шафран посевной* (Crocus sativus) принадлежит к числу древнейших культивируемых растений и в диком состоянии неизвестен (рис. 100, *1—2*). Возможно, это гибрид близких дикорастущих видов, что подтверждается его постоянной стерильностью. Высушенные рыльца этого растения очень ароматичны, имеют сладковатый вкус и с глубокой древности использовались как пряность, а также в парфюмерии и медицине. Многие рецепты лекарств древних авторов содержат шафран в качестве составной части. Кроме того, рыльца шафрана — отличный краситель для пищевых продуктов: 1 г шафрана окрашивает 100 л воды в желтый цвет. Рыльца шафрана очень богаты каротиноидами, содержат также глюкозид пикрокрозин и эфирное масло. Шафран посевной принадлежит к осеннецветущим видам, поэтому его рыльца собирают на плантациях обычно в октябре, причем на 1 кг сухой массы идут рыльца со 150 000 цветков. Наибольшим спросом шафран пользуется в арабских странах, однако его основные плантации в настоящее время находятся в Испании, куда он был завезен маврами, и Южной Франции. Культивируют его и на юге СССР, где испытывали для культуры и другие, близкородственные виды шафрана, в частности распространенный в Крыму и Малой Азии *шафран Палласа* (C. pallasii).

В качестве декоративных растений чаще используют весеннецветущие виды шафрана с желтыми цветками: *шафран желтый* (C. flavus), *золотистоцветковый* (C. chrysanthus) и *узколистный* (C. angustifolius), а также виды с лиловыми, голубыми и белыми цветками, обычно *шафраны весенний* (C. vernus) и *Томаса* (C. tomasianus). Из дикорастущих видов на степных склонах юга европейской части СССР ранней весной можно встретить *шафран сетчатый* (C. reticulatus) с бледно-лиловыми снаружи и 3 фиолетовыми полосками цветками (рис. 100, *3*). Очень красивы осеннецветущие виды с лилово-розовыми цветками — *шафран банатский* (C. banaticus), заходящий на Карпаты в пределах СССР, и шафран прекрасный, распространенный в Крыму, на Кавказе и в Юго-Западной Азии (рис. 100, *4*). У этих растений вполне развитые листья и плоды появляются только на следующее лето. В настоящее время существует

много садовых разновидностей шафранов, часто имеющих гибридное происхождение.

Хозяйственное значение ирисовых прежде всего заключается в их высокой декоративности. Ирисы, гладиолусы и крокусы культивируют сейчас почти во всех внетропических странах. Все шире используют в садово-парковом хозяйстве многих стран мира и другие красивоцветущие ирисовые из родов фреезия, тигридия, иксия, тритония, беламканда, морея, лаперузия и др. Другие стороны использования человеком представителей этого семейства менее существенны. Очищенные от коры и высушенные на воздухе корневища ирисов германского, бледного и флорентийского используют в Средней и Южной Европе как лекарственное и антисептическое средство под названием «фиалкового корня» (из-за приятного запаха, напоминающего запах фиалки). В Северной Италии эти виды культивируют уже более 250 лет. Наконец, клубни и луковицы многих ирисовых, например тигридии, шафрана, тритонии, использует в пищу местное население, главным образом в печеном виде.

СЕМЕЙСТВО ГЕМОДОРОВЫЕ (HAEMODORACEAE)

Семейство гемодоровых представлено 15—16 родами и примерно 75 видами, распространенными в тропиках и субтропиках Австралии, Африки и Америки.

Большинство родов ограничено в своем распространении одним континентом. В Австралии — наибольшее число родов гемодоровых. Здесь растут *анигозантос* (Anigozanthos, рис. 107, табл. 27, *1*), *коностилис* (Conostylis), *гемодорум* (Haemodorum, рис. 108), *трибонантес* (Tribonanthes), *флебокария* (Phlebocarya). Гемодорум встречается, кроме Австралии, на островах Новая Гвинея и Тасмания. Для Тасмании характерен узкоэндемичный *гемодорум двуряднолистный* (Haemodorum distichophyllum). На юге Африки, в Капской области, произрастают эндемики — *вахендорфия* (Wachendorfia) и *дилатрис* (Dilatris). Африканский род *барберетта* (Barberetta) обитает на востоке Южно-Африканской Республики. Из Южной и Центральной Америки известны 4 монотипных рода — *ксифидиум* (Xiphidium, рис. 108), *хагенбахия* (Hagenbachia), *пирроризa* (Pyrrorhiza) и *шикия* (Schiekia). В Северной Америке встречаются 2 рода — *лофиола* (Lophiola) и монотипный *лахнантес* (Lachnanthes). Они распространены вдоль Атлантического побережья от Флориды до штата Массачусетс (США) и полуострова Новая Шотландия (Канада), где и проходит северная граница распространения семейства гемодоровых.

Ограниченность ареалов и труднодоступность многих местопроизрастаний отдельных представителей гемодоровых объясняет слабую изученность некоторых из них. *Барберетта золотистая* (Barberetta aurea), описанная еще в 1868 г., только к 1971 г. была подробно исследована на живом материале. В состав семейства входит такое замечательное растение, как анигозантос (рис. 107). Форма цветка у представителей этого рода очень причудлива и напоминает лапу животного. Опушение придает цветкам бархатистость, а концы сегментов околоцветника, чуть загнутые внутрь, похожи на когти. Этим внешним сходством объясняется местное австралийское название рода «кенгуровая лапа». *Анигозантос Менглза* (Anigozanthos manglesii) — эндемик Юго-Западной Австралии. В 1960 г. он стал ботанической эмблемой штата Западная Австралия.

Многие представители гемодоровых являются обычными компонентами лесов. В вечнозеленых эвкалиптовых лесах Австралии растут многочисленные виды анигозантоса и коностилиса. *Гемодорум щитковидный* (Haemodorum corymbosum, рис. 108, *1*) встречается в австралийских прибрежных саванновых лесах вместе с *мелалеукой* (Melaleuca) и *банксией* (Banksia). Обильные заросли образует барберетта золотистая вместе с *циртантусом* (Cyrtanthus) на влажных лесных просеках Южной Африки.

Некоторые виды коностилиса и тасманийский гемодорум двуряднолистный считаются типичными обитателями верещатников, а лахнантес и лофиола заселяют влажные сосняки Северной Америки. Гемодоровые приспособились к большому разнообразию экологических условий. С одной стороны, это болота, болотистые земли и влажные берега ручьев,— типичные для североамериканских лахнантеса, лофиолы и видов южно-африканской вахендорфии. С другой стороны, сухие склерофильные леса Юго-Западной Австралии обычны для большинства видов коностилиса. Особые климатические условия в тех географических областях, где встречаются некоторые представители семейства, например в тропиках Северной Австралии с ее сильно различающимися по количеству осадков сезонами года, требуют приспособленности к резкой смене режимов увлажнения. Растения гемодорума щитковидного в сухой сезон подвергаются действию сильной засухи, когда серые глиноземы, на которых они растут, высыхают и сжимаются, а в период влажного сезона они оказываются погруженными в воду почти на 10 см. Даже в культуре анигозантос нуждается в обилии воды только в период активной вегетации и цветения, а в период покоя излишнее увлажнение приводит к загниванию корневищ.

Гемодоровые — травянистые многолетники с короткими, иногда клубневидными корневищами. Листья у них двурядные, линейные или мечевидные, с влагалищным основанием, унифациальные. Пластинка листа обычно сжата с боков, как у ирисов. Листья образуют приземную розетку, из которой выходит облиственный стебель, несущий слабо развитые стеблевые листья, иногда редуцированные до чешуек, и заканчивающийся соцветием. Основание стебля или чаще корневище короткое и толстое, может приобретать вид луковицы благодаря сохраняющимся вокруг него буреющим влагалищам отмерших листьев. Такие ложные клубнелуковицы имеются у вахендорфии и трибонантеса. Влагалища листьев служат хорошей защитой корневищ от пожаров в сухой период года и, как пишет австралийский ботаник Д. Грин (1960), молодые побеги некоторых видов коностилиса после пожаров не выглядят пострадавшими и даже активнее растут, создавая большую вегетативную массу. Корни пучковатые, волокнистые, иногда довольно толстые и губчатые, нередко окрашенные в красный цвет. У некоторых представителей семейства корневища образуют столоны. Сосуды обычно с простой, реже (у трибонантеса, дилатриса и лофиолы) с лестничной перфорацией, находятся в корнях, а у лахнантеса сосуды есть и в надземных частях. Гемодоровые имеют очень различные размеры. Одни довольно крупные, как растения из родов вахендорфия, высотой 1—2 м; другие, как, например, эндемичный для острова Тасмания гемодорум двурядполистный, не превышают 4—8 см. Растения могут быть голыми или опушенными. Опушены в основном цветоносы и особенно околоцветники, реже опушение распространено и на другие части растения. Цветки в различного рода соцветиях, обоеполые, актиноморфные или иногда слабозигоморфные. Околоцветник состоит из 6 лепестковидных сегментов, расположенных в 1 или 2 круга. Сегменты свободные или сросшиеся в трубку (анигозантос, коностилис, трибонантес), короткую или длинную, прямую или согнутую. Цветовая гамма околоцветника необычайно разнообразна, от белых цветков у ксифидиума до почти черных у *гемодорума колосистого* (Haemodorum spicatum) и *анигозантоса грязно-бурого* (Anigozanthos fuliginosus). Тычинок 6 или 3, очень редко 1; иногда 1 или 2 превращены в стаминодии; 6 тычинок характерны для австралийских родов флебокария, аигозантос, коностилис и трибонантес, для североамериканского рода лофиола. Остальные представители семейства имеют по 3 тычинки, а у монотипного рода пиррориза из Южной Америки — только 1 тычинка и 2 стаминодия. Тычиночные нити длинные, свобод-

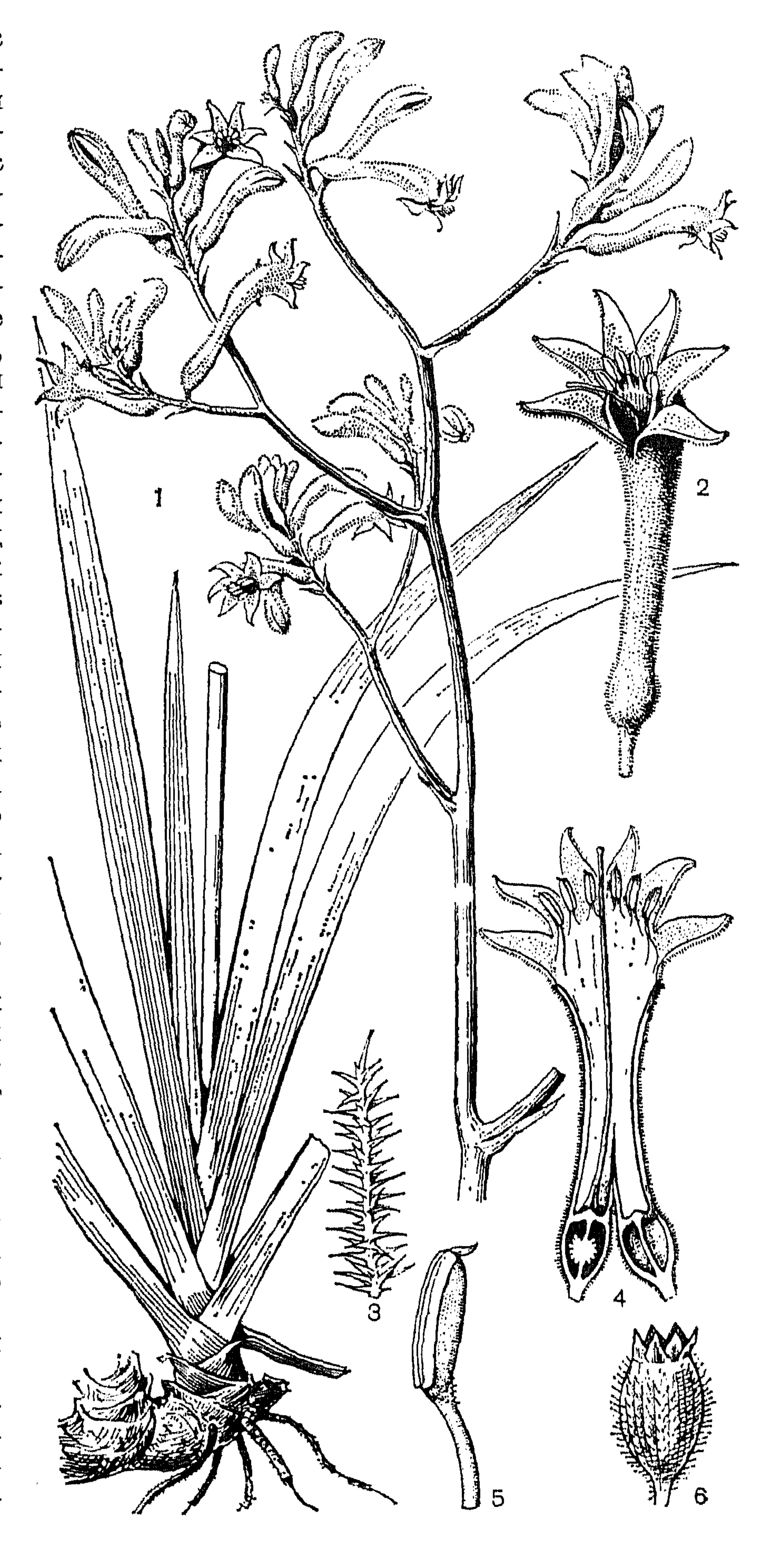


Рис. 107. Анигозантос желтоватый (Anigozanthos flavidus):

1 — общий вид растения; *2* — цветок; *3* — волосок с поверхности околоцветника; *4* — цветок в разрезе; *5* — тычинка; *6* — плод.

ные или сросшиеся с околоцветником. Пыльники интрорзные, открывающиеся продольной щелью. Гинецей из 3 плодолистиков. Столбик нитевидный, короткий или длинный, с маленьким 1—3-головчатым рыльцем. Завязь верхняя у вахендорфии и ксифидиума; полунижняя — у флебокарии и коностилиса; нижняя — у лахнантеса, дилатриса и др. Иногда завязь бывает в цветках полунижняя, а в плодах становится нижней. Обычно завязь 3-гнездная, за исключением флебокарии, с париетальной плацентацией. У барберетты гинецей псевдомономерный; фертилен только 1 плодолистик, а 2 других стерильны и рано редуцируются, так что завязь у нее тоже становится как бы одногнездной и уплощается с одной стороны. Только 1 гнездо функционирует в завязи *дилатриса щитковидного* (Dilatris corymbosa), в 2 других зародыши недоразвиты. Семязачатки ортотропные или гемитропные, от одиночных в каждом гнезде (барберетта) до многочисленных (ксифидиум, анигозантос). У гемодорума К. Ван Стенис (1954) обнаружил по 2 семязачатка в гнезде, в то время как некоторые авторы ошибочно указывают 3, принимая за третий выступ утолщенную плаценту, к которой прикреплены семязачатки. Септальные нектарники гемодоровых часто слабо развиты. Плод — обычно локулицидная коробочка. В редких случаях он ореховидный, нераскрывающийся (флебокария, барберетта), может иметь кожистую или мясистую консистенцию. Семена обычно черные (у барберетты — оранжевые) и у разных родов различаются величиной и формой. Зародыш в семени маленький, с обильным эндоспермом.

Большинство гемодоровых опыляется насекомыми, которых привлекает нектар, выделяемый септальными нектарниками. Цветки растений рода гемодорум обычно пахучие. У вахендорфии и барберетты венчиковидный околоцветник воронковидный, желтого цвета, имеет оранжевые пятна, четко выделяющиеся на 3 верхних сегментах, что может привлекать насекомых. Такую же роль у лиловых цветков дилатриса щитковидного может играть оранжевая окраска крупных пыльников двух верхних тычинок. Цветки вахендорфии посещают пчелы и другие насекомые. Длиннотрубчатые цветки анигозантоса опыляют только птицы. По мнению ряда исследователей, посещение цветков птицами стимулируется наличием обильного нектара и яркой, чаще всего красной, окраской околоцветника. В то же время значительная длина трубки и опушенность внутренних частей цветка отпугивает насекомых. Пыльники у цветков анигозантоса расположены открыто в верхней части околоцветника на расстоянии примерно 80 мм от нектара. По-



Рис. 108. Гемодоровые.

Гемодорум щитковидный (Haemodorum corymbosum): *1* — общий вид; *2* — цветок; *3* — сегмент околоцветника с тычинкой; *4* — поперечный разрез завязи; *5* — плод; *6* — семя. Ксифидиум голубой (Xiphidium coeruleum): *7* — общий вид; *8* — цветок; *9* — плод.

этому посещающие их маленькие медососы (Acanthorhynchus) уносят пыльцу на спинке, а у более крупных медососов (Anthochaera carunculata) пыльца прилипает к перьям на шее и голове. С. Хоппер и А. Бербидж (1978) пришли к выводу, что в зависимости от размера цветков и расположения в них пыльников (авторы изучали два вида — анигозантос Менглза и *анигозантос приземистый* — Anigozanthos humilis) пыльца попадает на разные части тела птицы. Этим достигается частичная изоляция видов в природе.

Мясистая консистенция и пурпурно-коричневая окраска коробочек ксифидиума привлекают птиц. Высохший, остающийся при плодах околоцветник дилатриса щитковидного, вероятно, играет роль легкого крыла при переносе их ветром. У многих представителей семейства плоды имеют густое опушение из волосков, что может способствовать их переносу при прикреплении к движущимся предметам. Семена гемодоровых бывают двух типов. Одни из них дисковидно сплющены, часто с крыловидным краем, гладкие с поверхности; для них не исключено распространение с помощью ветра. Поверхность других неровная и покрыта шипиками и бородавчатыми выростами, они могут легко прилипать к одежде людей и шерсти животных.

Семейство гемодоровых делится на две трибы — *гемодоровые* (Haemodoreae) и *коностилисовые* (Conostylideae), различающиеся главным образом типом околоцветника и числом тычинок. Некоторые авторы считают их подсемействами. У видов трибы собственно гемодоровых сегменты околоцветника обычно расположены в 2 круга, трубка почти отсутствует, тычинок 3 (реже 6, 1), пыльцевые зерна однобороздные. В эту трибу входит 10—11 родов, самый многочисленный из них гемодорум (около 20 видов). Виды гемодорума распространены в Австралии, особенно в большом числе на северо-западе страны. На востоке континента они распространены до Нового Южного Уэльса, а на западе до южного побережья, встречаются на Тасмании, островах Меланезии и Новой Гвинее. Цветки гемодорума актиноморфные, довольно мелкие, полузакрытые в фазу цветения, голые, с различающимися по величине сегментами околоцветника. Наружные сегменты более короткие и несколько прикрывают внутренние в нижней части цветка. Края внутренних сегментов завернуты внутрь и охватывают тычиночные нити. Тычинки длиннее сегментов и, так же как и столбик, выступают из цветка. Цветки собраны в метельчатое соцветие, которое иногда за счет укороченных цветоножек приобретает вид колоса или головки. Завязь нижняя и полунижняя.

Совершенно иной тип цветка имеет южноафриканская вахендорфия (5 видов). Цветки ее слабозигоморфные, относительно крупного размера, с венчиковидным околоцветником воронковидной формы, обычно желтого цвета. Тычиночные нити длинные, тычинки и столбик выступают из цветка. Снаружи околоцветник покрыт железистыми волосками. Асимметрия цветка выражена в большой степени и не столько проявляется в разных размерах сегментов, сколько в неодинаковом отклонении вбок тычинок и столбика. Особое своеобразие цветкам *вахендорфии пирамидальной* (Wachendorfia thyrsiflora) придают выделяющиеся на общем желтом фоне оранжевые пятна в основании трех верхних сегментов околоцветника. Завязь у всех видов верхняя. Для вахендорфии характерно образование ложной клубнелуковицы. Такой же тип корневища имеет барберетта золотистая, вегетативное размножение которой изучили английские ботаники О. Хиллиард и Б. Бартт (1971). У барберетты цветущий стебель выходит из подземного корневища, закладывающего два зачатка столонов, которые после окончания вегетации начинают расти в стороны от родительского растения и, разрастаясь, образуют каждый новую ложную клубнелуковицу. Столоны сгнивают, и тем самым нарушается связь между молодыми и старым растениями. Такое активное увеличение числа особей вполне объясняет численность природных популяций барберетты. Подобным образом происходит вегетативное размножение и у вахендорфии.

Интересным в морфологическом плане представляется и монотипный род ксифидиум (рис. 108), распространенный в Южной и Центральной Америке, от Боливии и Бразилии до Мексики и на острове Куба. У *ксифидиума голубого* (Xiphidium coeruleum, рис. 108, 7) цветки мелкие, актиноморфные, широко раскрывающиеся. Пыльники прикреплены к свободным тычиночным нитям, которые короче сегментов околоцветника, столбик короткий, завязь верхняя. Коробочка в период созревания становится мясистой и меняет оранжевую окраску на пурпурно-коричневую. Вегетативное размножение у растений ксифидиума происходит за счет придаточных почек, образующихся на стебле под соцветием. Опадая на землю, они дают начало новым побегам.

У представителей трибы коностилисовых сегменты околоцветника почти створчатые, расположены в один круг, трубка хорошо выраженная, часто длинная, иногда искривленная, тычинок 6, пыльцевые зерна 2—8-поровые. Все роды, принадлежащие к этой трибе, австралийские; из них самый многочисленный — коностилис (около 23 видов). Этот род распростра-

нен на небольшой территории в Юго-Западной Австралии. Цветки различных видов варьируют по форме и размерам околоцветника. Как показали исследования Д. Грина (1960), у видов коностилис обнаружены трубчатые, колокольчатые и свободнолепестные цветки. Последние характерны для *коностилиса короткоплодного* (Conostylis breviscarpa). Тычинки и столбик имеют одинаковую величину с сегментами околоцветника или короче их. В качестве особой закономерности в структуре цветков можно отметить то, что в более открытых типах цветка тычинки и столбик короче сегментов околоцветника, а в трубчатых они длиннее сегментов. Плохое завязывание семян у коностилиса компенсируется существованием нескольких форм вегетативного размножения (Д. Грин, 1960): отпрысковый (пролиферирующий) тип роста, когда стебель может многократно ветвиться и образовывать в узлах пучки листьев и цветущие стрелки, и отводковый тип, при котором развиваются столоны, дающие начало новым побегам. Некоторые растения, имеющие короткие корневища, образуют плотные дернины. Как выяснилось, многие виды коностилиса обладают этими формами роста в различных комбинациях. У анигозантоса — второго по количеству видов в трибе коностилисовых (10 видов) — цветок зигоморфный, с длинной, несколько искривленной и расщепленной трубкой.

Растения, принадлежащие к семейству гемодоровых, часто используют в садово-парковой культуре и выращивают в открытом грунте и теплицах, поскольку в основном их относят к тропическим видам. В Австралии анигозантос обычно применяют для создания естественных ландшафтов в частных садах и общественных парках. Особенно широкое распространение получил *анигозантос желтоватый* (Anigozanthos flavidus, рис. 107, табл. 27, *1*) благодаря вегетативному размножению корневищами, сравнительно хорошему семенному воспроизведению и устойчивости к ряду заболеваний, которым подвержены другие виды. В настоящее время активно проводятся опыты по получению гибридов и полиплоидов этого хорошо зарекомендовавшего себя вида за счет скрещивания его с другими дикими видами, отличающимися красивыми цветками,— анигозантосом Менглза, анигозантосом красивейшим и др. Гибридизация позволяет получать новые декоративные формы с самыми разнообразными цветовыми сочетаниями в окраске околоцветника. Более длительного периода цветения в местных условиях добиваются, выращивая растения в теплицах. В оранжереях можно встретить таких представителей семейства, как гемодорум, вахендорфия, ксифидиум. Ксифидиум в Центральной Америке выращивают в грунте, и за крупные веерообразно расположенные листья в Эквадоре его называют «пальмой севера». Высокие декоративные качества некоторых видов гемодоровых являются причиной их исчезновения в дикой природе, поэтому в Австралии они находятся под особой защитой. Анигозантос Менглза сохраняется в Королевском парке (город Перт), основную часть которого составляет естественный лесной массив. За незаконный сбор растений взимается крупный денежный штраф.

Многие гемодоровые содержат красный сок в корневищах, клубнелуковицах, а иногда и в корнях, цвет которого обусловливает содержание полифенольного красного пигмента. Сок лахнантеса и вахендорфии используют для приготовления краски. В корнях и побегах лахнантеса находятся вещества, применяемые в фармакологии. Из гемодорума щитковидного в Квинсленде (Австралия) добывают яд. Жареные корневища некоторых других видов этого рода австралийские аборигены употребляют в пищу, а из длинных жестких листьев получают прочные волокна для плетения сумок.

СЕМЕЙСТВО ГИПОКСИСОВЫЕ (HYPOXIDACEAE)

В семейство входят 8 родов и около 150 видов трав, большинство которых растет в южном полушарии и тропической Азии. Особенно богата родами гипоксисовых Южная Африка. Здесь обособились такие некрупные по числу видов эндемичные роды, как *родогипоксис* (Rhodohypoxis, 6 видов), *эмподиум* (Empodium, 10 видов), *павридия* (Pauridia, 1 вид), *спилоксена* (Spiloxene, 23 вида), *саниелла* (Saniella, 1 вид). В Африке достигает наибольшего видового разнообразия и самый крупный в семействе род — *гипоксис* (Hypoxis, 100 видов), виды которого растут также на Маскаренских островах, в Японии и Южной и Юго-Восточной Азии, доходя до острова Тайвань, Филиппин, Австралии, Новой Зеландии и Тасмании, на обоих континентах Америки (от Атлантического побережья США через Мексику до Уругвая), в Вест-Индии. Остальные 2 рода — *молинерия* (Molineria, 5 видов) и *куркулиго* (Curculigo, 5 видов) — обитатели тропических областей обоих полушарий. Куркулиго представлен в Южной Азии, доходит до Филиппин и Явы, встречается на Сейшельских островах, в тропической Америке и Вест-Индии, один вид заходит в тропическую Африку. Молинерия имеет центр разнообразия видов в Юго-Восточной Азии, заходит на Новую Гвинею и на Азиатский континент до Восточных Гималаев (штат Сикким, Индия) и Юго-Западного Китая (Юньнань), а в Африке не встречается совсем.

Гипоксисовые — лишенные надземных стеблей травы с прикорневыми или розеточными листьями. Многие из них — геофиты, надземные части которых появляются только на короткое время дождей. Виды гипоксисовых либо имеют вертикальное утолщенное корневище, которое на своей верхушке ежегодно формирует новые листья, либо образуют настоящую туникатную клубнелуковицу, которая нарастает ежегодно на сморщенной клубнелуковице предыдущего года. Удлиненное вертикальное корневище характерно для родов гипоксис, куркулиго, молинерия; более плотное и сжатое корневище у видов родогипоксиса, саниеллы. Клубнелуковицу формируют некоторые американские и австралийско-новозеландские виды гипоксиса, африканские роды эмподиум, павридия, спилоксена. Покровы из старых листовых влагалищ, окружающие подземные органы, могут либо срастаться с клубнем, либо полностью или частично отделяться от него. Иногда эти покровы отсутствуют, клубнелуковица бывает оплетена только корнями. Корни гипоксисовых неветвящиеся, обычно короткие, но иногда проникающие в почву на глубину до 15 см и достающие влагу из ее глубоких слоев. Листья сидячие или черешковые, часто с выдающимися жилками, иногда складчатые, от удлиненно-яйцевидных до ланцетных и линейных, цельнокрайные или редко с отогнутыми назад зубцами по краю. Сосуды с лестничной перфорацией, имеются только в корнях. В пластинке листа у многих видов имеются слизистые каналы, расположенные над сосудистым пучком или рассеянные в мезофилле, в котором встречаются также клетки с рафидами — пучками игловидных кристаллов.

Кистевидные или неправильно зонтиковидные соцветия или одиночные цветки выносятся на пазушной стрелке разной величины, иногда очень короткой. У молинерии соцветие головчатое, с множеством прицветников. Цветки актиноморфные, обоеполые. У одного африканского вида куркулиго верхние цветки в соцветии могут быть функционально мужскими. Околоцветник желтый, белый или красный, состоит из 6 почти одинаковых или различающихся (родогипоксис) сегментов, у основания сросшихся в трубку (павридия, родогипоксис, саниелла) или свободных (остальные роды); сегменты околоцветника простертые (цветки напоминают звездочки). Тычинок 6 или 3 (павридия), прикрепленные к основанию околоцветника. По строению тычинок роды семейства распадаются на две группы. У молинерии, эмподиума, родогипоксиса и саниеллы нить соединяется с пыльником на его спинке с наружной стороны (рис. 109, 110), связник при этом сильно утолщен и тычинка имеет разный облик с наружной и внутренней стороны. У остальных родов пыльник симметричен в поперечном сечении, а нить присоединяется к нему в выемке между его базальными долями (качающийся подвижный пыльник). Открываются пыльники продольными щелями интрорзно, экстрорзно или латрорзно. У некоторых видов (эмподиум) выражен надсвязник, иногда пыльники бывают расщепленными наверху (куркулиго). Пыльцевые зерна однобороздные, с тонкой сетчатой экзиной. Завязь у гипоксисовых нижняя, 3-гнездная или 1-гнездная (эмподиум, спилоксена), с немногими или многочисленными анатропными или гемитропными семязачатками. Столбик с головчатым или 2—3-лопастным рыльцем. Завязь некоторых видов гипоксисовых (виды родогипоксиса, куркулиго, эмподиума) имеет характерный, свойственный и некоторым другим однодольным носик, или клювик. Это длинное цилиндрическое образование на верхушке завязи (рис. 109, *6*, *7*), благодаря которому завязь и остальные части цветка оказываются отделенными друг от друга, околоцветник выносится вверх, а завязь остается скрытой в листовых влагалищах и иногда даже под землей, получая, таким образом, дополнительную защиту от воздействия неблагоприятных условий. Клювик похож на узкую трубку венчика, но он сплошной и возник, по-видимому, в результате срастания околоцветника со столбиком (Г. Нел, 1914). У некоторых видов в клювике можно также обнаружить и следы тонких тычиночных нитей. Плод — коробочка, большей частью с сохраняющимся околоцветником, неправильно разламывающаяся на части или открывающаяся близ верхушки опоясывающей поперечной щелью или продольными щелями. У куркулиго и некоторых других видов плод мясистый, нераскрывающийся. Семена темные, шаровидные, хрупкие, с обильным эндоспермом, с выступающим клювовидным рубчиком и сохраняющейся ножкой, покрыты, включая ножку, темной оболочкой. Оболочка семени почти гладкая (у некоторых куркулиго, гипоксисов) или, чаще, с выраженной скульптурой (шиповатой, струйчатой, бугорчатой), характер которой является систематическим признаком для разграничения видов. У эмподиума семена снабжены карункулой.

Многие гипоксисовые являются ксерофильными растениями и встречаются на открытых солнечных участках мелкотравных пространств, часто выжигаемых, на неглубокой почве на скалистых или каменистых местах, на кремнеземах и на песках, на задернованных участках горных склонов, поднимаясь в горы на высоту свыше 3000 м над уровнем моря. Реже они растут в тенистых или влажных местах, на прибрежных, иногда засоленных болотах, на

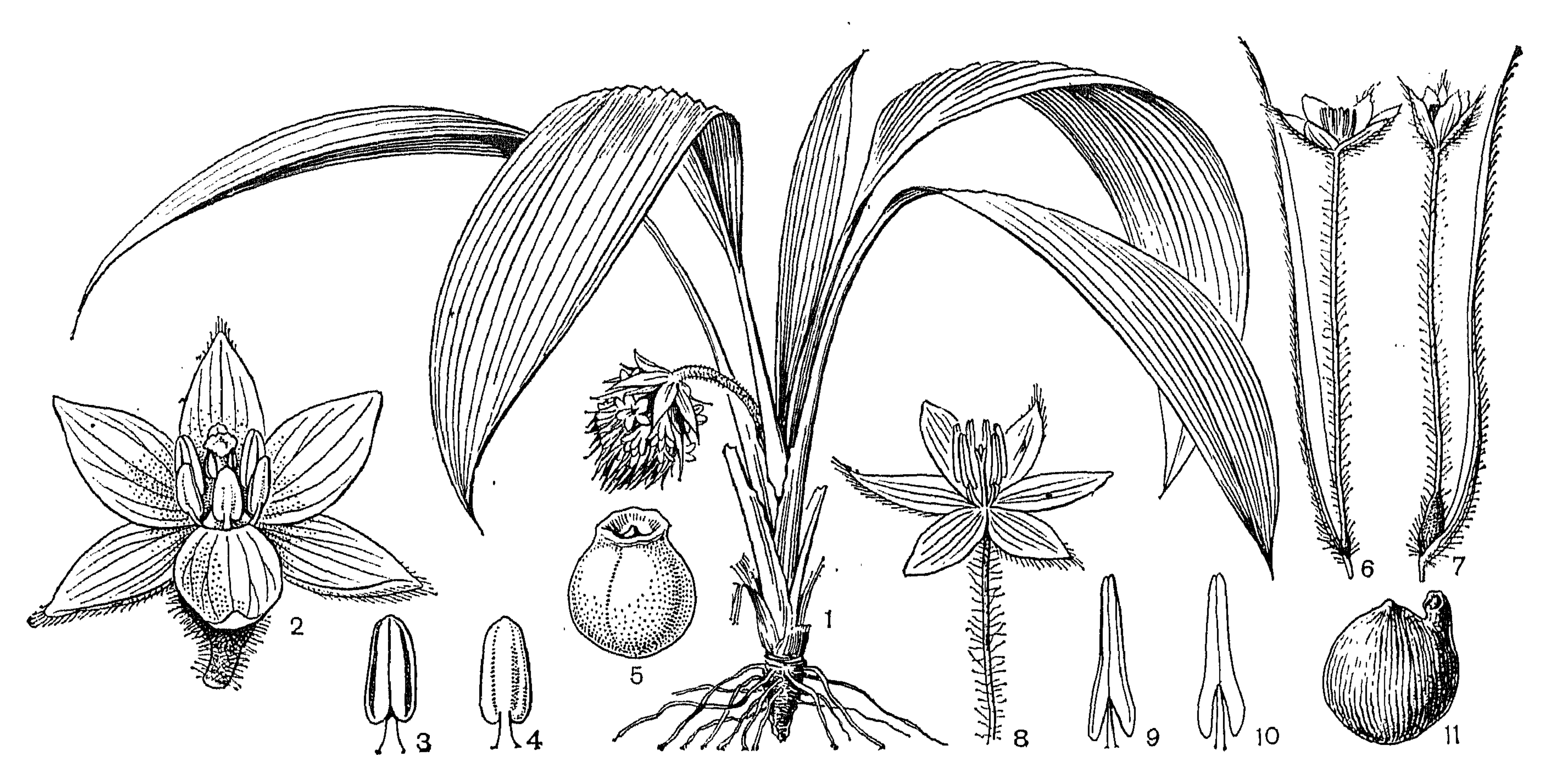


Рис. 109. Гипоксисовые.

Молинерия головчатая (Molineria capitulata): *1* — общий вид; *2* — цветок; *3*, *4* — тычинка в двух положениях; *5* — плод. Куркулиго орхидный (Curculigo orchioides): *6*, *7* — цветок с завязью, снабженной длинным клювом; *8* — цветок без завязи; *9*, *10* — тычинки в двух положениях; *11* — семя с выступающими ножкой и рубчиком.

влажных песчаных участках, по травянистым берегам рек, среди дерновинных злаков и осок и даже в мелководных пересыхающих водоемах. Некоторые виды встречаются большими скоплениями и составляют существенную часть травянистых формаций. Спилоксена и павридия растут в области зимних дождей, и именно в этот период происходит их основной рост и развитие: летом эти растения находятся в покоящемся состоянии. Саниелла и родогипоксис свой жизненный цикл завершают летом, произрастая в области летних дождей; они цветут и плодоносят в ноябре — феврале. Виды гипоксиса и некоторых других родов, произрастающие на открытых местах с дефицитом влаги, запасают воду в клубнях. Клубни их в периферической зоне содержат мягкую ткань, пронизанную слизистыми каналами и заполненную желтым соком. У некоторых видов гипоксиса они достигают в диаметре 10 см. Клубни прочно удерживают растения в почве при сильных ветрах и способствуют переживанию ими случающихся пожаров. Растения влажных мест обычно развивают небольшие клубни без водозапасающей ткани или не имеют их вообще, как некоторые влаголюбивые виды спилоксены. От условий произрастания зависят также размер листьев и развитие на них опушения как защиты от излишней транспирации. Сильно опушенными и очень узкими, почти нитевидными бывают листья многих ксерофитных видов гипоксиса.

Гипоксисовые — перекрестноопыляемые растения. У родогипоксисов (рис. 110, *1*) внутренние сегменты околоцветника, в отличие от внешних, имеют длинные ноготки, которые изогнуты внутрь цветка так, что закрывают зев околоцветника и цветок кажется слепым, недоступным для насекомых. Но именно благодаря такому изгибу простертые пластинки внутреннего и наружного кругов околоцветника оказываются расположенными на разных уровнях и над основанием каждого наружного сегмента околоцветника и между ноготками внутренних возникают маленькие латеральные отверстия, через которые и проникают насекомые. Интересные наблюдения, касающиеся опыления, приводит во «Флоре Южной Африки» Р. Марлот (1915). Цветки *гипоксиса звездчатого* (Hypoxys stellata), опыляемые жуками, варьируют по окраске от желтых до белых и имеют нередко более темную, каштановую или черную середину, а в самом центре у некоторых экземпляров расположено еще зеленоватое пятно с металлическим отливом. Зеленый цвет определяется здесь, однако, не зеленым пигментом, который отсутствует, а особым строением эпидермы, клетки которой в центре цветка вытянуты в конические папиллы, заполненные бесцветными неправильной формы гранулами (из жиров)

с большой преломляющей способностью. В результате интерференции лучей света, проникающих в зернистую массу, и возникает зеленый оттенок цветка. Этот оттенок привлекает жуков, причем особенно тех видов, у которых надкрылья также имеют серо-зеленый оттенок.

Цветки многих гипоксисов открываются только в солнечные и светлые дни, благоприятные для опыления. В открытые цветки проникают мелкие пчелы и другие некрупные насекомые, привлекаемые отделяемой в основании цветка сладкой жидкостью. Насекомые ползают как по рыльцу, так и у основания тычинок, перенося пыльцу. У некоторых гипоксисов, например американского *гипоксиса сидячего* (H. sessilis), бывают клейстогамные неоткрывающиеся цветки.

Распространение семян определяется положением цветка на растении. Если завязь без клюва и цветок развивается на прямом цветоносе, сформировавшаяся из него коробочка обычно раскрывается поперечной щелью, ее верхняя часть и увядший околоцветник падают в сторону и семена постепенно выпадают при сотрясении цветоножки ветром или пробегающими мимо животными. У видов, имеющих завязь с клювом, спрятанную в листовом влагалище близко к поверхности почвы, хрупкие коробочки по мере созревания приподнимаются над влагалищем на чуть удлиняющемся цветоносе и здесь распадаются на части, падающие на землю вместе с семенами. У *родогипоксиса отогнутого* (Rhodohypoxis deflexa), по наблюдениям О. М. Гильярда и Б. Л. Бёрта (1978), коробочка сначала растрескивается поперечной щелью на верхушке, а затем оставшаяся ее часть еще расщепляется тремя закручивающимися вниз створками, освобождая семена.

У некоторых видов, имеющих длинный клюв на завязи, коробочки заведомо спрятаны в поверхностных слоях ила или в почве. У растений влажных местообитаний свободное рассеивание семян утратилось и выработались приспособления к их захоронению поблизости от материнского растения. Ножка цветка или стрелка у таких растений изгибается вниз, и завязь, а затем плод, легко разламывающийся и тонкостенный, лежат на поверхности болотистой почвы. Это наблюдается у *гипоксиса стелющегося* (Hypoxis decumbens, рис. 110, *7*) и других американских видов гипоксиса, у павридии, видов спилоксены, родогипоксиса и др. Сочные и сладковатые на вкус коробочки молинерии, возможно, поедаются некоторыми грызунами, которые их уносят, теряя по дороге и тем самым рассеивая семена.

Семена гипоксисовых очень легки и, не смачиваясь, плавают в воде, которая тоже может способствовать их распространению.

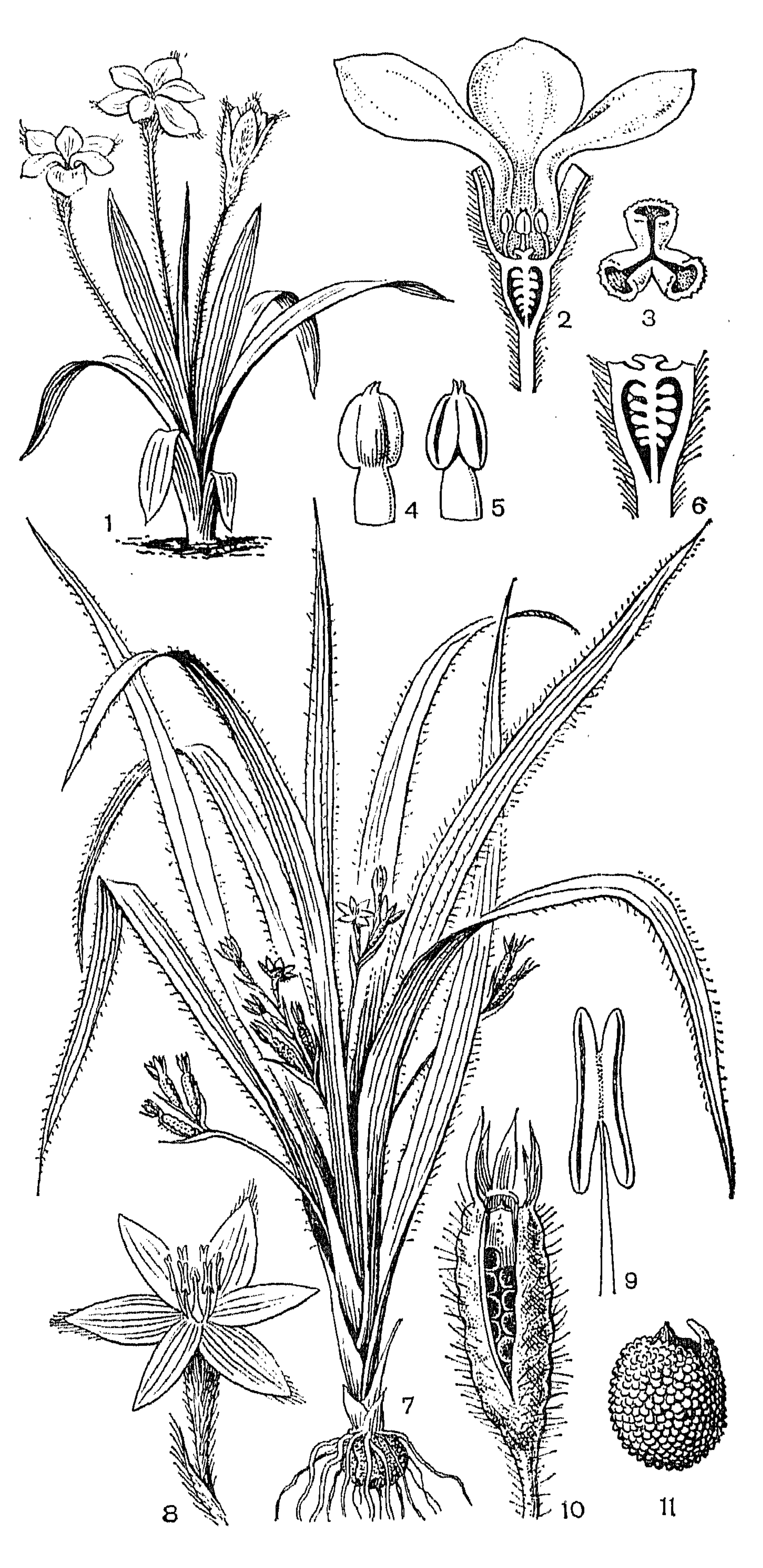


Рис. 110. Гипоксисовые.

Родогипоксис Баура (Rhodohypoxis baurii): *1* — общий вид; *2* — цветок в разрезе; *3* — рыльце; *4*, *5* — тычинка в двух положениях; *6* — продольный разрез завязи. Гипоксис стелющийся (Hypoxis decumbens): *7* — общий вид; *8* — цветок; *9* — тычинка; *10* — зрелая коробочка; *11* — семя.

Семейство гипоксисовых не отличается большим разнообразием форм. Наиболее часто встречающимися и широко распространенными по всему ареалу семейства являются виды рода *гипоксис* (Hypoxis) — невысокие, обычно опушенные травы с желтыми или белыми цветками в соцветиях, внешне напоминающие гусиный лук. Они развивают от 6 до 20 листьев, от почти нитевидных или линейных у большинства видов до довольно крупных у некоторых видов, достигающих в длину 50 см и в ширину 6 см. Листья, как правило, с шелковистым, войлочным или рассеянным опушением, волоски бывают звездчатыми или кустистыми. Цветки появляются раньше листьев или одновременно с ними.

Второй по числу видов род — *спилоксена* (Spiloxene) — ограничен в своем распространении юго-западом Капской области. Это клубнелуковичные невысокие травы с довольно мясистыми, узкими или сложенными пополам, голыми листьями и соцветиями оранжевых, желтых или белых цветков. У некоторых видов, растущих в тенистых местах или на болотах, листья тонкие и более широкие, а клубнелуковица заменена системой толстых боковых корней.

К африканскому роду *родогипоксис* (Rhodohypoxis) также принадлежат мелкие травы с удлиненно-клубневидными корневищами, одетыми щетинисто-волокнистыми беловатыми остатками старых листьев. Цветки белые, розовые или красные, одиночные или в парах, на длинных превосходящих по длине листья цветоносах. Виды родогипоксиса часто встречаются крупными популяциями, распределенными по микроместообитаниям. Миллионы экземпляров насчитывают на травянистых суховатых участках по скалистым склонам гор в популяциях *родогипоксиса Баура* (R. baurii, рис. 110, *1*). Сплошной ковер из простертых горизонтально листьев, над которыми рассыпаны звездочки розовых или красных цветков, образует на болотистых местах *родогипоксис отогнутый* (R. deflexa). Явную приверженность к проточной воде обнаруживает *родогипоксис миллоподобный* (R. milloides), поселяясь вблизи протекающих водных источников. Мириадами экземпляров встречается в пересыхающих водоемах *родогипоксис красноватый* (R. rubella); цветущие экземпляры торчат из влажного галечника, заливаемого во время дождей, или стоят в мелкой воде, высыхаемой ко времени плодоношения, и тогда только пучки зеленых листьев видны на голой почве. В Драконовых горах виды родогипоксиса поднимаются до 3200 м над уровнем моря. Окраска венчика у них варьирует в пределах вида и, кроме того, может меняться с возрастом у отдельных экземпляров от чисто-белой через розовую до ярко-красной. Популяции из таких разноцветных растений представляют собой необычное и красочное зрелище. Иногда популяции распадаются на отдельные цветовые пятна, что определяется присущим родогипоксису вегетативным размножением с помощью подземных столонов. Столоны развивают на своем апикальном конце новые растения, и после этого ось столона загнивает и отмирает, отделяясь от материнского растения. Виды родогипоксиса представляют большой интерес для садоводов как перспективные для культуры декоративные растения.

Саниелла (Saniella) — род, недавно выделенный из родогипоксиса, представлен во флоре Южной Африки единственным видом — *саниеллой весенней* (S. verna). Это горные растения, похожие на белый шафран, с подземным вертикальным корневищем и одиночными бело-желтыми цветками. Околоцветник у них приподнят на 2—5,7 см на длинном клюве завязи.

Эмподиум (Empodium) также чисто южноафриканский род, произрастающий от Капской области до Наталя и Южного Трансвааля. Относящиеся к роду некрупные травы с туникатной клубнелуковицей растут одиночно или небольшими дерновинками, формируя ежегодно от одного до нескольких листьев и по 2—3 желтых цветка. Длинные пыльники с надсвязником, семена с карункулой — характерные признаки рода. *Эмподиум однолистный* (E. monophyllum) развивает всего по одному листу на клубнелуковице и цветет до его появления.

Куркулиго (Curculigo) и *молинерия* (Molineria) — корневищные травы с черешковыми крупными листьями и желтыми или белыми цветками. У куркулиго цветки большей частью одиночные, а завязь часто с клювиком, пыльники симметричные в поперечном сечении, семена со струйчатой или почти гладкой тестой. Молинерия очень близка к куркулиго и иногда объединяется с ним. Она характеризуется густыми, иногда головчатыми соцветиями с прицветниками, закругленными на спинке пыльниками, мясистыми нераскрывающимися плодами и бородавчатыми или гладкими блестящими семенами. Оба рода широко распространены в тропической зоне, но представлены небольшим числом видов.

Гипоксисовые выращивают как декоративные растения. Наиболее известна и широко распространена в культуре *молинерия головчатая* (M. capitulata, рис. 109, *1*), выращиваемая ради красивых пальмовидных листьев в горшках в оранжереях или на открытом воздухе в теплых странах. Культивируют также виды гипоксиса и особенно родогипоксиса, пригодного для создания красивоцветущих участков

на сухих каменистых почвах в садах и парках. Некоторые родогипоксисы и представители других родов, растущие на пастбищах, имеют небольшое значение и как кормовые растения: их поедают овцы и козы.

СЕМЕЙСТВО ВЕЛЛОЗИЕВЫЕ (VELLOZIACEAE)

С гемодоровыми и особенно с гипоксисовыми тесно связано и имеет общее с ними происхождение семейство веллозиевых. В этом семействе 6 родов и около 260 видов (Л.В.Смит и Е. С. Айенсу, 1974, 1976). Они распространены в тропической и Южной Африке, на Мадагаскаре, на юге Аравийского полуострова (*ксерофита аравийская* — Xerophyta arabica) и в аридных областях тропической Америки (главным образом в Бразилии, а также в Панаме, Перу, Боливии и Аргентине). Роды ксерофита (28 видов) и очень близкая к ней *талботия* (Talbotia), монотипный южноафриканский род, распространены только в Старом Свете, а остальные 4 рода, в том числе самые крупные в семействе *веллозия* (Vellozia, 122 вида; рис. 111) и *барбасения* (Barbacenia, 103 вида), не выходят за пределы Неотропического царства (карта 5).

Веллозиевые имеют довольно своеобразный облик, резко отличающий их от знакомых читателю северных однодольных. Стебли веллозиевых деревянистые, простые или, реже, ложнодихотомически ветвящиеся, густо покрытые остающимися старыми листьями или только их волокнистыми влагалищными основаниями, а также длинными воздушными корнями, полностью окруженными листовыми основаниями. Они очень разных размеров, и некоторые бразильские веллозии превышают в высоту 6 м. Листья ксероморфные, кожистые, линейные или узколанцетные, на верхушке большей частью заостренные, дорсивентральные, с хорошо выраженной средней жилкой, молодые скучены у верхушки стебля или ветвей в виде розеток, но старые загибаются вниз и у многих опадают. Устьица обычно парацитные, иногда тетрацитные. Сосуды как в корнях, так и в листьях, но у талботии также в стеблях.

Цветки одиночные, расположены в пазухах верхних листьев, обычно крупные и ярко окрашенные, обоеполые или редко функционально однополые и двудомные (западноафриканский род *барбасениопсис* — Barbaceniopsis), актиноморфные. Сегментов околоцветника 6, в 2 рядах, большей частью вполне одинаковых, в нижней части вместе с основаниями тычиночных нитей обычно более или менее сросшихся в трубку, но почти свободных у бразильской *веллозии Бурлемаркса* (V. burlemarxii). Тычинок от 6 до многочисленных (многие виды веллозий). В тех случаях, когда тычинок более

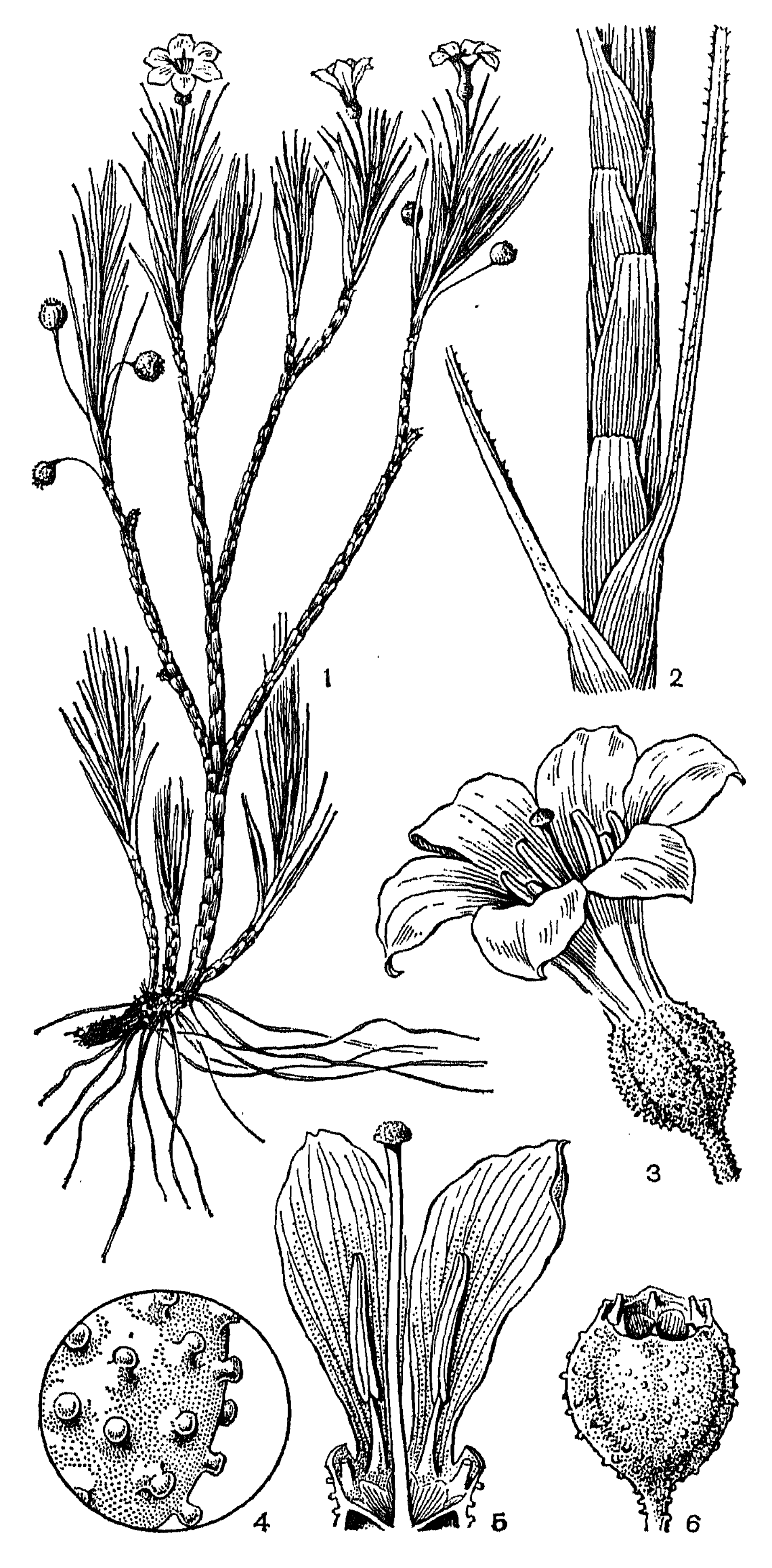
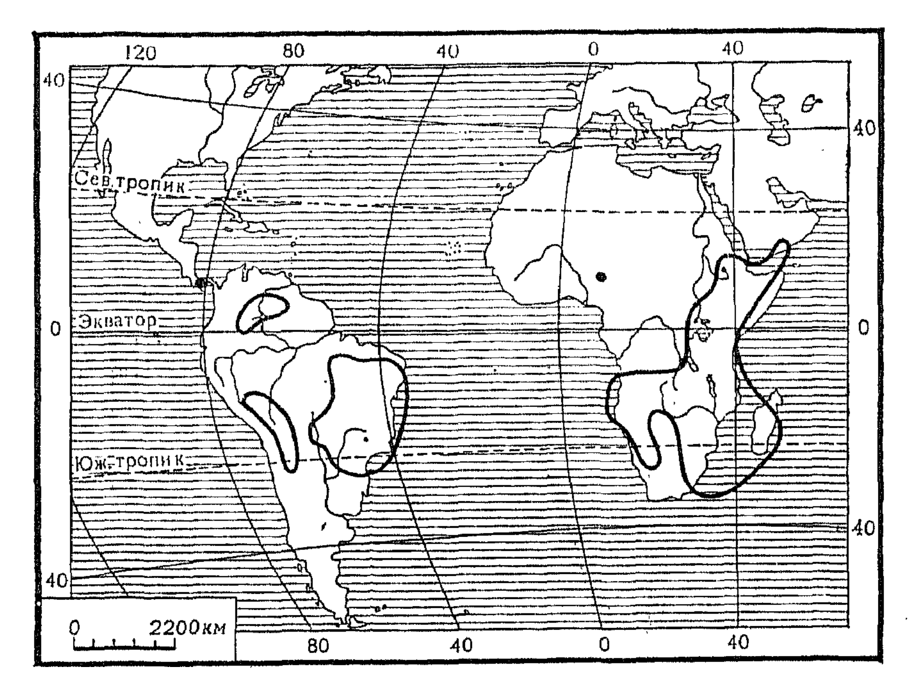


Рис. 111. Веллозия прутьевидная (Vellozia scoparia)

1 — общий вид растения; *2* — часть стебля с листьями; *3* — цветок; *4* — наружняя эпидерма завязи; *5* — продольный разрез цветка; *6* — молодой плод.



Карта 5. Ареал семейства веллозиевых.

6, они более или менее соединены в 6 плоских пучков, или фаланг, что особенно характерно для большинства видов рода веллозия (интересная параллель с родом *гетиллис* — Gethyllis — из семейства амариллисовых). Иногда, как у *веллозии отклоненной* (Vellozia patens), нити соединены лишь у самого основания и поэтому кажутся свободными. Хотя специалист по семейству веллозиевых бразильский ботаник Нануза де Менезес (1980) считает, что фаланги представляют собой результат срастания, но более вероятно, что они возникли скорее в результате расщепления. Пыльники прикреплены основаниями или серединой, латрорзные или реже интрорзные, очень редко экстрорзные, раскрывающиеся продольной щелью. Пыльцевые зерна веллозиевых относительно примитивные, однобороздные, у рода веллозия соединены в тетрады. У ксерофиты и барбасении между тычинками и околоцветником имеются своеобразные, похожие на корону амариллисовых придатки, которые обычно срастаются с тычиночными нитями, что делает эти нити как бы широкими и плоскими; у ксерофиты эти коронковидные придатки, приросшие к основаниям сегментов околоцветника; у веллозии придатки, когда они имеются, прикреплены к основаниям тычиночных нитей с вентральной стороны. Происхождение этих придатков не вполне ясно. Одни авторы (Н. де Менезес, 1970, 1980) считают их выростами тканей околоцветника, в то время как другие (Р. Ноер де Алак, 1969) отстаивают их тычиночное происхождение. Гинецей из 3 плодолистиков, 3-гнездный, морфологически паракарпный, с простым столбиком, увенчанным 3-лопастным или цельным (головчатым или удлиненным) рыльцем; завязь обычно нижняя, редко полунижняя. Семязачатки многочисленные на интрузивных плацентах. Плод — деревянистая коробочка, септицидная или раскрывающаяся неправильно. Семена многочисленные, мелкие, с твердой кожурой, маленьким зародышем и обильным эндоспермом.

Большинство веллозиевых произрастают в более или менее сухих местообитаниях, чаще всего на гранитных или кварцитовых скалах, а также на сухих песчаных или каменистых почвах. Часто наблюдается очень узкая приуроченность к химическому составу почвы. Так, некоторые виды веллозии встречаются только на почвах, богатых железом (гематитом). Некоторые веллозиевые, особенно виды африканского рода ксерофита, исключительно засухоустойчивы. Некоторые виды ксерофиты, как *ксерофита низкая* (X. humilis) и *ксерофита Шницлайна* (X. schnizleinia), а также бразильская *нануза складчатая* (Nanuza plicata) в течение нескольких месяцев выдерживают полное обезвоживание листьев. Как только совершенно сухое и, казалось, уже мертвое растение получает влагу, оно очень скоро полностью оживает, зеленеет и продолжает расти. В сухое время года многие веллозиевые могут довольствоваться тем ничтожным количеством влаги, которую доставляет роса. Но среди веллозиевых встречаются и менее ксерофильные, почти мезофильные растения, а талботия является даже настоящим мезофитом.

Цветки веллозиевых опыляются как насекомыми (пчелами), так и птицами (колибри). По исследованиям М. Сазимы (1979), у видов барбасении и у одного вида веллозии опыление осуществляется колибри. У остальных изученных видов веллозии опыление производится пчелами.

СЕМЕЙСТВО ПОНТЕДЕРИЕВЫЕ (PONTEDERIACEAE)

Представители этого небольшого семейства, насчитывающего 8—9 родов и немногим более 30 видов,— обитатели различных пресноводных водоемов и болот в странах с преимущественно жарким климатом. Южная Америка, в особенности многочисленные реки и озера бассейна реки Амазонки,— центр видового разнообразия понтедериевых. Роды *понтедерия* (Pontederia), *гидротрикс* (Hydrothrix) и *евристемон* (Eurystemon) являются исключительно американскими растениями. Большинство видов родов *эйхорния* (Eichhornia) и *гетерантера* (Heteranthera) также жители Американского континента. Только 2—3 вида дикорастущей гетерантеры встречаются в Старом Свете. Род эйхорния представлен здесь одним видом — *эйхорнией плавающей* (Eichhornia natans), произрастающей в Африке и на острове Мадагаскар.

Другой вид этого рода, носящий название *водный гиацинт* (E. crassipes), распространенный в тропических и субтропических областях почти всего земного шара (отсутствует только в Европе), является по происхождению американским растением. Вывезенное более 100 лет назад из Южной Америки, оно быстро натурализовалось, заполонило реки и озера многих стран, препятствуя судоходству и засоряя рисовые поля. В странах Старого Света из семейства понтедериевых встречаются также роды *монохория* (Monochoria) и *шоллеропсис* (Schollerorsis). Ареал рода монохория, объединяющего 3—4 вида, охватывает тропические и субтропические районы Африки, Австралии, Юго-Восточной и Восточной Азии, заходит на север вплоть до советского Дальнего Востока, где 2 его вида обитают в Приморье и на среднем Амуре. Шоллеропсис — монотипный род, эндемик острова Мадагаскар. Иногда к этому семейству относят еще один близкий к понтедерии род — *реусию* (Reussia). Однако на основании морфолого-систематических исследований, проведенных американским ботаником Р. М. Лоуденом (1973), представляется, по-видимому, более целесообразным включить реусию в состав рода понтедерия в качестве подрода.

Понтедериевые — типичные гидрофиты. Большинство из них полупогруженные растения, растущие на мелководьях у берегов рек, озер, прудов, каналов и канав, по окраинам рисовых полей. Некоторые виды гетерантеры и оба вида бразильского рода гидротрикс — полностью погруженные в воду растения. Их рост, цветение, опыление и плодоношение происходят под водой. Водный гиацинт быстро растет и развивается не только в прикрепленном состоянии, но и свободно плавает по поверхности воды. Многие виды понтедериевых легко переносят недостаток кислорода в почве, образуют обширные заросли на болотах и топях и, в свою очередь, способствуют зарастанию и заболачиванию озер и прудов.

Представители семейства понтедериевых — крупные, высотой до 1 м, или средних размеров многолетние, редко однолетние травы с симподиальным стеблем. У многолетних понтедериевых мясистые, ползучие или иногда укороченные симподиально ветвящиеся корневища. Корневища покрыты остатками влагалищ старых, отмерших листьев. Длинные ползучие корневища с пучками тонких придаточных корней, отходящих от каждого узла, легко обламываются, а их обрывки разносятся ветром, течением и лодками на значительные расстояния. Укореняясь, они дают начало новым растениям. Таким образом осуществляется расселение понтедериевых. Плавучести корневищ способствуют имеющиеся в них многочисленные воздухоносные полости. Такими полостями богаты ткани почти всех органов понтедериевых. Основная их функция — обеспечение нормального газообмена у этих растений. Сосуды с простой или лестничной перфорацией приурочены к корням, редко имеются также в стебле. У большинства видов понтедериевых, как и у многих других водных растений, на одной особи формируются листья двух типов: подводные (погруженные) и надводные (воздушные), имеющие различную форму (гетерофиллия). Погруженные листья обычно более узкие, линейные или узколанцетные. Их черешки укорочены и сближены таким образом, что образуется подобие прикорневой розетки. Воздушные листья супротивные или в мутовках по 3—4 на длинных мясистых черешках. Они либо плавают на воде, либо возвышаются над ее поверхностью. Черешки влагалищные (нижняя часть черешка охватывает стебель), с пленчатым язычком или без него. Необычна форма черешков у водного гиацинта. Они очень толстые, шаровидно вздутые. Вероятно, форма черешков имеет приспособительное значение. Замечено, что почти у всех свободно плавающих особей водного гиацинта черешки имеют характерные вздутия, тогда как последние отсутствуют часто у экземпляров, растущих в грунте. Содержащие большое количество воздуха мясистые черешки водного гиацинта, как поплавки, удерживают растение на поверхности воды. Форма воздушных листьев у понтедериевых чрезвычайно разнообразна и сильно варьирует даже в пределах одного вида. В их очертаниях наблюдаются все переходы от ланцетных до широкояйцевидных или округлых с сердцевидным, стреловидным или почковидным основанием.

Цветки большинства понтедериевых собраны в более или менее крупные пирамидальные соцветия типа кисти, колоса или метелки, которые венчают возвышающиеся над водой цветоносные побеги. У некоторых видов гетерантеры и шоллеропсиса соцветия редуцированы до 2—1 цветка. У основания соцветия имеется покрываловидное влагалище. Оно полностью окружает формирующееся соцветие, защищая бутоны от неблагоприятных воздействий среды. Ко времени расцветания ось соцветия сильно удлиняется и у многих видов значительно выступает за пределы «покрывала». Как показали анатомические исследования, покрываловидное влагалище представляет собой лишенный пластинки видоизмененный черешок — филлодий.

У всех понтедериевых, за исключением нескольких видов гетерантеры и гидротрикса, растущих под водой, образуются открытые (хазмогамные) цветки. Околоцветник обычно состоит из 6 сегментов в 2 кругах (рис. 112). Они почти свободные, как у монохории (рис. 113),

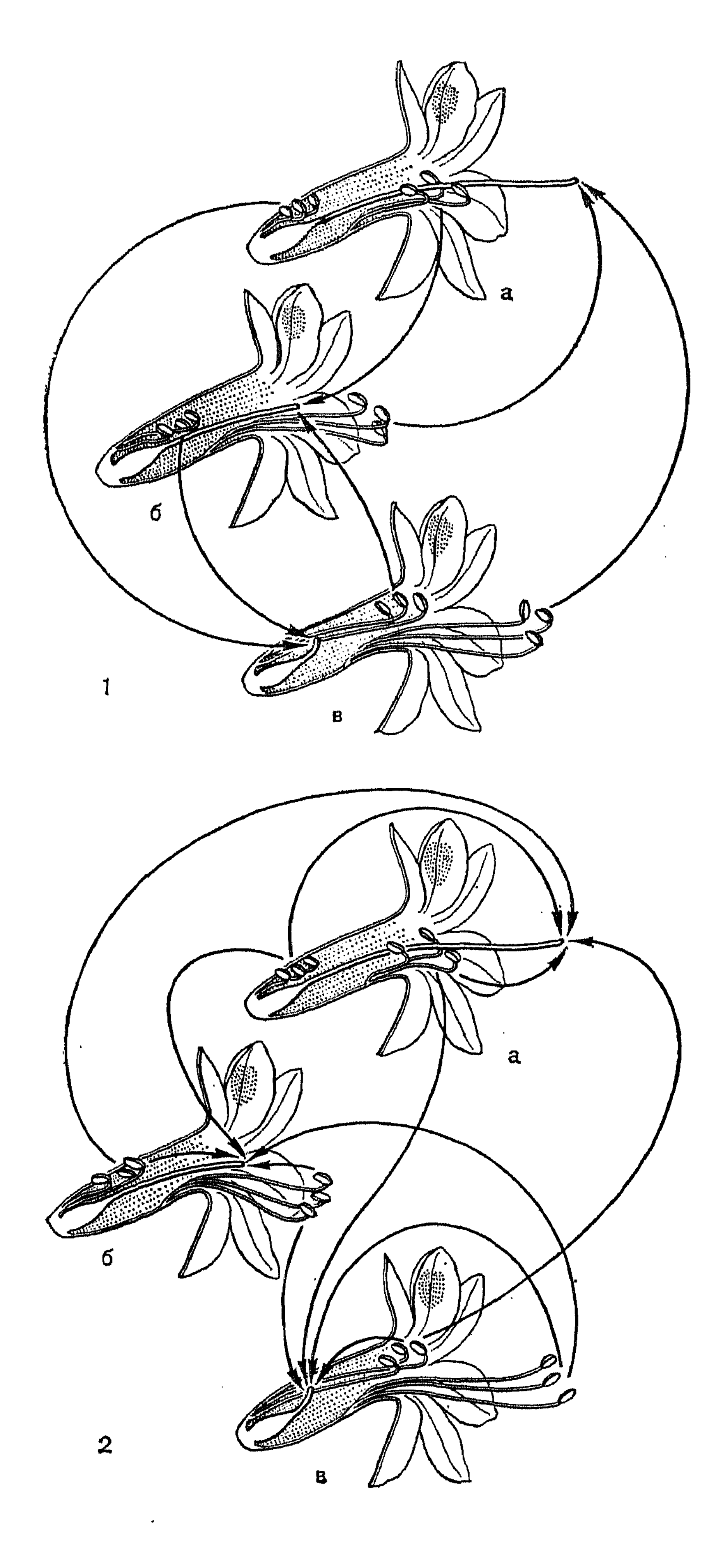


Рис. 112. Схема опыления трех морфологических форм цветков понтедерии сердцевидной (*Pontederia cordata*):

1 — законное опыление; *2* — незаконное опыление (*а* — форма с длинным столбиком, тремя средними и тремя короткими тычинками; *б* — форма со средним столбиком, тремя длинными и тремя короткими тычинками; *в* — форма с коротким столбиком, тремя длинными и тремя средними тычинками).

или чаще сросшиеся у основания в более или менее длинную трубку. Околоцветник очень яркий, блестящий, фиолетовый или (редко) белый. Тычинок обычно 6, в 2 кругах. Иной облик имеют цветки у рода шоллеропсис. Они желтые, с четырехчленным околоцветником и 4 тычинками, из которых 3 фертильные, а одна превращена в стаминодий. Как правило, тычиночные нити у понтедериевых частично прирастают к трубке околоцветника, пыльники вскрываются интрорзно продольной щелью или (редко) порой. Гинецей синкарпный (у понтедерии — псевдомономерный). Завязь верхняя, с многочисленными анатропными семязачатками или, как у понтедерии, с одним висячим семязачатком. Семена с обильным мучнистым эндоспермом. Образ жизни подводных растений из родов гетерантера и гидротрикс сказался на строении и способе опыления их цветков. У этих видов цветки, как правило, нераскрывающиеся, клейстогамные. Для них характерна в различной степени выраженная редукция андроцея. У гетерантеры развиваются обычно 3 тычинки вместо 6, как у подавляющего числа остальных понтедериевых. У гидротрикса из 3 закладывающихся тычинок формируется только 1 фертильная, а другие (внутренние) превращены в стаминодии.

Цветки понтедериевых, формирующиеся в соцветиях, возвышающихся над водой, прекрасно приспособлены к перекрестному опылению. Они слегка зигоморфные. Три верхних сегмента околоцветника образуют подобие паруса, три нижних слегка отогнуты и представляют удобную посадочную площадку для мелких насекомых. На внутренней поверхности центрального верхнего сегмента отчетливо выделяется крупное желтое пятно на синем или фиолетовом фоне. Это метка, указатель нектара для насекомых-опылителей. Они посещают цветки понтедериевых ради нектара, который в большом количестве накапливается на дне трубочки околоцветника. Вначале предполагали, что нектар выделяется базальными частями околоцветника. Однако сейчас точно установлено, что с секрецией нектара связаны септальные нектарники, развивающиеся в нижней части завязи, где стенки плодолистиков срастаются не полностью. Подобные нектарники распространены во многих родах порядка лилейных, бромелиевых и некоторых других однодольных растений. Для большинства понтедериевых характерна триморфная гетеростилия. На различных экземплярах одного и того же вида имеются цветки трех морфологических форм: цветки с длинным столбиком, 3 короткими тычинками и 3 тычинками средней длины; цветки со средним столбиком, 3 короткими и 3 длинными тычинками; цветки с коротким столбиком,

3 длинными тычинками и 3 тычинками средней длины (рис. 112). Рыльце длинностолбчатой формы находится на высоте, точно соответствующей длине самых длинных тычинок в среднестолбчатой и короткостолбчатой формах. Длина столбика среднестолбчатых форм соответствует длине тычинок среднего размера в длинностолбчатых и короткостолбчатых формах. Рыльце короткостолбчатой формы приподнято над завязью на высоту, равную длине самой короткой тычинки в длинностолбчатых и среднестолбчатых формах. Эти три формы различаются и по другим признакам: размерами пыльцы, ее окраской и рисунком экзины, окраской околоцветника, размерами рылец, опушением тычиночных нитей и плодов. Триморфизм такого рода — явление, менее распространенное среди растений, чем диморфная гетеростилия. Аналогичные понтедериевым триморфные формы цветков известны еще у дербенниковых (Lythraceae) и кисличных (Oxalidaceae). Опыление у таких растений будет эффективным только в тех случаях, когда на рыльце каждой формы попадет пыльца от двух других форм, причем с тычинок, длина которых соответствует длине столбика опыляемого рыльца. Наряду с таким легитимным, или законным, способом опыления в популяциях возможно и всегда имеет место, хотя и в очень незначительной степени, иллегитимное, или незаконное, опыление. К последнему относится как самоопыление, так и опыление рылец пыльцой из тычинок несоответствующей длины. При иллегитимном опылении вступает в действие механизм самонесовместимости: нормальное оплодотворение происходит редко, семян производится значительно меньше, чем в случае легитимного опыления. Одним из факторов, препятствующих иллегитимному опылению, является различие в размерах пыльцы, которые находятся в соответствии с длиной тычинок. Некоторые исследователи полагают, что крупные пыльцевые зерна из длинных тычинок развивают более длинную пыльцевую трубку, достаточную для проникновения через длинный столбик. Кроме того, было показано, что более крупные пыльцевые зерна быстрее прорастают, чем мелкие. Это важное обстоятельство для среднестолбчатых и длинностолбчатых форм, так как их столбики вянут раньше, чем медленно растущая трубка мелких пыльцевых зерен успеет достигнуть их завязи. Именно поэтому при искусственном опылении длинно- и среднестолбчатых форм мелкой пыльцой из самых маленьких тычинок семян образуется значительно меньше, чем во всех других случаях незаконного опыления. Цветки понтедериевых опыляются различными маленькими бабочками — парусниками, белянками, нимфалидами. Среди опылителей встречаются пчелы,



Рис. 113. Монохория влагалищная (Monochoria vaginalis):

1 — общий вид растения; *2—3* — две морфологические формы цветков (*а* — стерильные тычинки, *б* — фертильная тычинка, *в* — столбик); *4* — взаиморасположение фертильной тычинки и столбика в форме «тычинка влево — столбик вправо» (*г* — «шпорец»); *5* — взаиморасположение фертильной тычинки и столбика в форме «тычинка вправо — столбик влево»; *6* — плод.

шмели, осы. Доставая нектар со дна трубочки, насекомое неизбежно касается тычинок разной длины частями своего тельца. Таким образом пыльца из крупных, средних или мелких тычинок оказывается на различных сегментах брюшка насекомого. Перелетая на другой цветок, насекомое соприкасается испачканным пыльцой участком тела с рыльцем соответствующей длины и производит опыление.

Интересный способ приспособления к перекрестному опылению обнаружен у *монохории копьевидной* (Monochoria hastata) и *монохории влагалищной* (M. vaginalis, рис. 113). Этим растениям также свойствен полиморфизм (диморфизм) цветков, но он не сопровождается гетеростилией. Цветки этих монохорий голубые, с 6-лопастным околоцветником и 6 тычинками, из которых 5 маленьких стерильных с желтыми пыльниками и одна крупная голубая фертильная тычинка, на тычиночной нити которой имеется один или два выроста типа шпорца. Завязь 3-гнездная, с длинным столбиком и слегка лопастным рыльцем. Диморфизм обусловлен сгибанием фертильной тычинки в правую либо в левую сторону и сгибанием столбика соответственно в противоположном направлении. Сгибание тычинки происходит всегда в сторону, где находится шпорец, либо если их два, то по

направлению более крупного из них. Эти два типа цветков («тычинка вправо — столбик влево» и «тычинка влево — столбик вправо») находятся на одном соцветии. Однако наблюдения показали, что они открываются неодновременно. Голубой пыльник вскрывается верхушечной щелью. Верхушка пыльника и рыльце находятся на одном уровне, но с разных сторон цветка. Благодаря такому расположению частей цветка самоопыление маловероятно. Если насекомое, как правило в данном случае пчела, посещает цветок монохории, верхушка пыльника и рыльце касаются разных сторон его тельца. При посещении цветка той же формы опыление не происходит, но оно будет успешным, если насекомое сядет на цветок с противоположным расположением тычинки и столбика. Очень близкий тип диморфизма цветков найден у *гетерантеры почковидной* (Heteranthera reniformis). Аналогичное строение репродуктивного аппарата известно у некоторых других растений, например у видов рода кассия из семейства бобовых.

Продолжительность жизни цветка у понтедериевых невелика. Как правило, он распускается рано утром и к вечеру увядает. Большинство цветков в кисти цветут одновременно, но при неблагоприятных условиях часть цветков может раскрываться на второй и даже на третий день. После отцветания, независимо от того, произошло опыление или нет, цветки закрываются, околоцветник скручивается, цветоножки и ось соцветия сгибаются, погружая завязи в воду. Дальнейшее развитие и созревание семян происходит под водой.

В семействе понтедериевых встречаются плоды двух типов. У представителей рода понтедерия плод односемянный, ореховидный, у остальных — трехстворчатая многосемянная локулицидная коробочка. После созревания плоды всплывают. Их плавучести способствует богатая воздухоносными полостями ткань околоцветника. Ею плоды окружены в период всего своего существования. Заключенные в остатки околоцветника, плоды понтедериевых могут без ущерба для жизни находиться в воде более 15 дней. Этого вполне достаточно для преодоления довольно больших расстояний. Менее обычным способом распространения плодов у понтедериевых является перенос их летающими и наземными животными. Это свойственно некоторым видам рода понтедерии, чьи плоды снабжены крепкими цепляющимися щетинками. Было давно замечено, что в изолированных популяциях видов этого семейства с триморфными цветками часто подавлено развитие семян. Объясняется это тем, что такие популяции возникают нередко в результате вегетативного размножения случайно попавших в какое-либо удаленное место особей одной-единственной флоральной формы.

Вегетативное размножение занимает значительное место в жизненном цикле всех понтедериевых. Оно осуществляется при помощи корневищ и столонообразных побегов. Вегетативное размножение обеспечивает поддержание необходимой для процветания вида численности популяций, особенно тех понтедериевых, у которых по какой-либо причине не развиваются семена. Поразительна скорость, с которой размножаются вегетативным способом представители этого семейства. Например, одна особь водного гиацинта за 50 суток в состоянии образовать до 1000 вегетативных отпрысков. Растущие в грунте понтедериевые образуют таким образом обширные, но локальные заросли. Буйное размножение водного гиацинта в сочетании со свободно плавающим образом жизни, присущим большинству представителей этого вида, ведет к формированию крупных плавучих островков, которые порождают преграды для навигации, рыбной ловли и ирригации.

Родина водного гиацинта — Южная Америка. Немногим более 100 лет назад о существовании этого красивого растения знали только местные жители и специалисты. Водный гиацинт был впервые ввезен в США из Венесуэлы в 1884 г. и демонстрировался как декоративное растение на выставке хлопка. Посетители выставки охотно покупали растение и высаживали его в своих водоемах. Гиацинты быстро размножались и распространялись по рекам и каналам всей округи. Количество их катастрофически росло. Из прелестного декоративного растения водный гиацинт превратился в злостный сорняк, засоряющий водоемы и препятствующий судоходству. Аналогичная история произошла спустя ряд лет, когда растение по той же причине с помощью человека попало в другие страны. Водный гиацинт буквально заполонил многие реки, озера и более мелкие водоемы в странах Африки, Азии, Австралии. Появились сообщения о том, что водный гиацинт натурализовался и на территории нашей страны. В одичавшем виде особи этого растения встречаются местами на Каракумском канале в Туркмении. Плотный ковер из водных гиацинтов иногда полностью останавливает навигацию, нарушает нормальную аэрацию воды, способствует заболачиванию. Это отрицательно сказывается на жизни многих обитателей водоемов, в том числе и ценных пород рыб.

Науке известны примеры, когда неумеренное распространение коварных пришельцев из других семейств высших растений было остановлено насекомыми-паразитами. К сожале-

нию, такого врага у водного гиацинта не нашлось. Одно время предполагали, что неограниченному росту этих растений могут помешать животные. В Африке возлагали большие надежды на гиппопотамов. Однако и гиппопотамы оказались не в состоянии уменьшить численность гиацинтов. Не дали ощутимых результатов механические способы борьбы типа скашивания, выдергивания и т. п. Только использование гербицида 2, 4-Д, распыляемого с самолетов или специальных судов до начала массового цветения гиацинтов, позволило очистить почти полностью от этого сорняка крупные реки и водохранилища. Однако проблема борьбы с водным гиацинтом не решена окончательно. Выяснилось, что хотя данный химический препарат вызывает гибель почти 100% взрослых особей, сам способ борьбы, как это ни парадоксально, способствует созданию оптимальных условий для прорастания семян и не исключает возможности вторичной «инфекции». Дело в том, что к началу распыления гербицида в популяциях всегда имеются особи, успевшие отцвести и завязать плоды. Вместе с отмирающими растениями плоды либо прибиваются к берегу, либо погружаются на дно, где они благополучно заканчивают свое развитие. Попавшие на берег плоды оказываются погруженными в толщу гниющих остатков растений. Образующийся в результате гниения гиацинтов торфоподобный слой может быть толщиной до 2—3 м. Эта жидкая грязь — идеальное место для прорастания семян водного гиацинта. Они накапливаются здесь тысячами и дают многочисленные всходы. Было замечено, что в тех местах, где прибрежный песок не был покрыт разлагающимися остатками растений, молодые всходы водного гиацинта отсутствовали. Таким образом, семена не только концентрируются в местах скопления гниющих остатков водных гиацинтов, но и получают дополнительные условия, улучшающие и ускоряющие их всхожесть — условия, обычно в природе не встречающиеся.

Одновременно с проблемой борьбы с водным гиацинтом встал вопрос о возможности использования его зеленой массы, производимой в большом количестве. Повсеместно зеленую массу применяют как удобрение и на корм скоту. Недавно в Индии разработан способ получения бумаги из этого растения. В северных странах водный гиацинт украшает оранжерейные водоемы. Его выращивают в ботанических садах всего мира. Водный гиацинт — одно из самых любимых растений аквариумистов. В странах Южной и Юго-Восточной Азии водный гиацинт засоряет рисовые поля.

Другим злостным сорняком рисовых полей является монохория влагалищная. В этих условиях растение ведет себя как однолетник: оно гибнет в период высыхания полей, но возобновляется из семян после очередного затопления поля. В постоянно влажных условиях такого чередования не наблюдается и растение может достигать большого возраста. Зеленые части растения монохории влагалищной местное население употребляет в пищу как овощ, а сок листьев и корней находит применение в медицине.

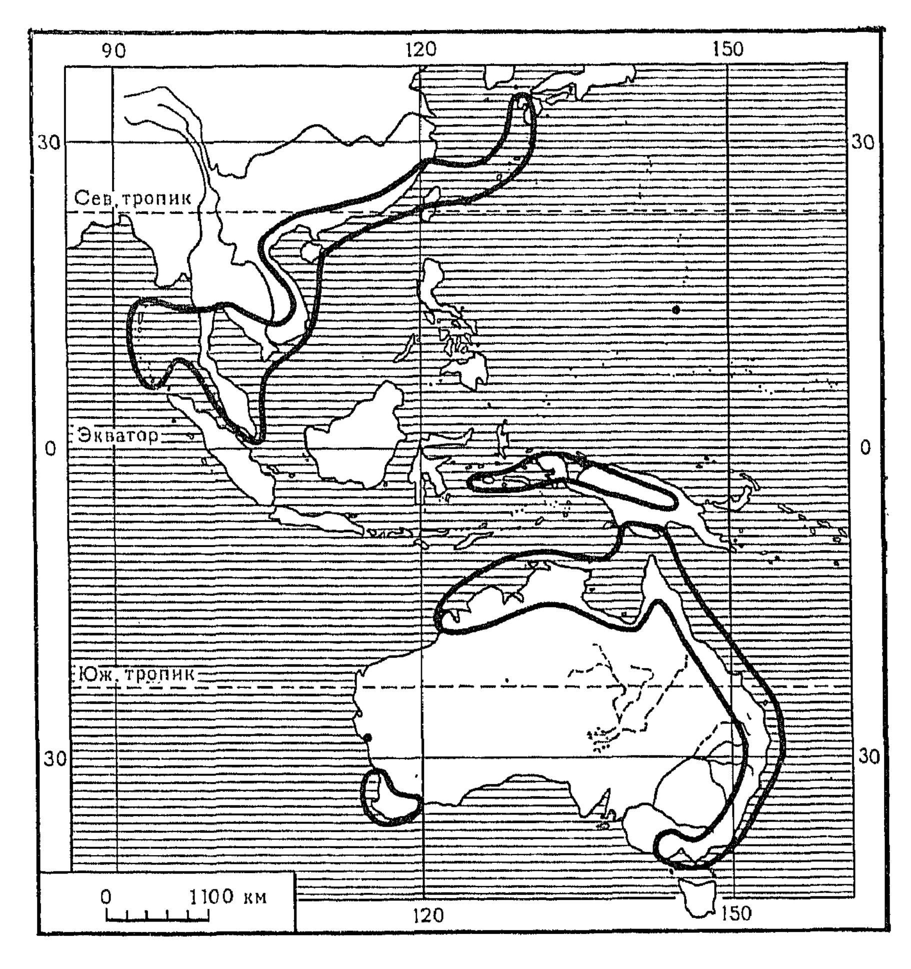
Употребляют в пищу и другой вид монохории — монохорию копьевидную. В культуре в декоративных целях иногда выращивают *гетерантеру почковидную* (Heteranthera reniformis) и *понтедерию сердцевидную* (Pontederia cordata).

СЕМЕЙСТВО ФИЛИДРОВЫЕ (PHILYDRACEAE)

К семейству филидровых относятся всего 4 рода с 5 видами. Они распространены в Восточной и Юго-Восточной Азии, на острове Гуам, Андаманских островах, в Новой Гвинее и Австралии (где встречаются все 4 рода — карта 6).

Филидровые — обитатели постоянно или периодически увлажняемых или даже затопляемых земель. Самый широко распространенный в семействе род — *филидрум* (Philydrum, рис. 114). Его представители обитают на болотах, в канавах, на намывных песках, но иногда, например в Индокитае, он обычен на рисовых полях и у рыбных прудов. Австралийский род *филидрелла* (Philydrella) распространен в низменностях у морских побережий, на намывных почвах, сильно увлажняемых зимой и пересыхающих летом. В прибрежных гористых массивах Восточной Австралии на высотах от 600 до 1500 м над уровнем моря обитают *ортотилакс гладкий* (Orthotilax glaberrimus) и *гельмгольция аиролистная* (Helmgoltzia acorifolia). Они занимают берега ручьев в дождевых лесах, образуя весьма своеобразные сообщества. Ортотилакс заселяет преимущественно бурые и каштановые почвы с базальтовой подстилкой. В Новой Гвинее на таких же высотах обитает *гельмгольция новогвинейская* (H. novoguineensis), где она растет на осветленных пространствах в лесах и на морском берегу, на скалах или как эпифит.

По внешнему облику филидровые напоминают представителей ирисовых, лилейных и коммелиновых. Это многолетние травы высотой 0,5—1,5 м. Единственный миниатюрный представитель семейства — *филидрелла карликовая* (Philydrella pygmaea) редко превышает в высоту 15 см, но встречаются экземпляры в половину и даже в одну треть этой величины. Подземным органом у большинства видов явля-



Карта 6. Ареал семейства филидровых.

ется корневище, короткое у филидрума и более мощное и длинное у гельмгольции и ортотилакса. У филидреллы развивается подземный клубень, состоящий из дискообразно утолщенного междоузлия, несущего зачатки листьев, частично укрывающих его. С помощью этого клубня растение переживает летнюю засуху. Корни филидровых короткие, слабоветвящиеся, иногда покрытые густыми, ржавыми волосками. В проводящих пучках корня рядом с трахеидами находятся примитивные сосуды с многочисленными лестничными перфорациями.

Листья филидровых очень сходны с листьями ирисовых. Они в основном прикорневые, с хорошо развитым влагалищем, линейные или мечевидные. Консистенция листьев варьирует от более мягкой у филидрума до кожистой у гельмгольции и ортотилакса, у которых хорошо выражена средняя жилка. У всех видов жилкование параллельное. Устьица расположены с обеих сторон листа. Филидрелла и филидрум имеют устьица с двумя побочными клетками, которые значительно мельче, чем другие клетки эпидермы. У гельмгольции и ортотилакса 4 и более побочных клеток в полярном и латеральном положении, отличающихся только слегка от других клеток эпидермы. В некоторых случаях имеются 4 побочные клетки и у филидрума. Стебель, включая ось соцветия, более или менее опушен у разных видов.

Цветки сидят в пазухах прицветников и собраны в простые или метелковидно ветвистые колосья. Прицветники довольно крупные, овальные и шиловидно заостренные, целиком охватывающие бутон, но отгибающиеся при раскрытии цветка. Цветок сильно зигоморфный. Венчиковидный околоцветник светло-желтого, белого или розоватого цвета, состоящий из 4 сегментов — 2 (внешних) крупных (1—1,5 см), медианных (адаксиального и абаксиального) и 2 (внутренних) очень маленьких (2—5 мм), напоминающих стаминодии и у основания в той или иной степени сросшихся с тычиночной нитью. Верхний (адаксиальный, или передний) сегмент считается морфологически соответствующим адаксиальному лепестку и 2 соседним чашелистикам (иногда на нем наблюдаются 3 зубца), а нижний (абаксиальный) соответствует одному чашелистику. Единственная тычинка по своему положению принадлежит к внешнему кругу типичного 2-кругового андроцея однодольных. Тычиночная нить, приросшая к основанию нижнего лепестка, а также к основанию завязи, образует подобие колонки. Степень срастания лепестков варьирует у отдельных родов. Пыльники интрорзные и открываются 2 продольными щелями. Пыльца с одной широкой дистальной бороздой и сетчатой скульптурой. У филидрума она собрана в тетрады, у остальных родов — одиночная. Гинецей состоит из 3 плодолистиков, синкарпный или реже паракарпный, со столбиком, заканчивающимся головчатым, иногда неявственно 3-лопастным рыльцем. Семязачатки многочисленные, анатропные.

Плод — обычно локулицидная коробочка. У основания плода часто сохраняются остатки околоцветника в виде усохших пленчатых лепестков. Если у филидрума, филидреллы и ортотилакса сухой плод раскрывается 3 щелями по средней линии плодолистиков, то о раскрывании плода гельмгольции сведения противоречивы. Некоторые исследователи называют его нераскрывающимся. К. Скоттсберг (1933) описывает плод гельмгольции новогвинейской как белую ягоду с кожистым тугим перикарпием. Многочисленные мелкие семена, по форме луковицеобразные или веретенообразные, имеют спирально исчерченную или продольно штриховатую семенную кожуру. Характерно наличие семенной крышечки, образованной из внутреннего интегумента. Маленький, слабо дифференцированный зародыш занимает около одной трети от всей массы мясистого эндосперма, состоящего из крупных крахмальных зерен.

Биология опыления филидровых изучена недостаточно. Первые исследования опыления культивируемых растений провел К. Скот-

тсберг (1932). Он установил, что еще в бутоне до открытия цветка пыльник начинает освобождаться от пыльцы. Тычиночная нить удлиняется, и пыльник снизу прижимается вплотную к рыльцу, где постоянно находятся комочки пыльцы. Позже околоцветник раскрывается. Прорастание пыльцы на собственном рыльце и регулярное оплодотворение цитологически подтверждены У. Хаманном (1962). У цветущего филидрума одновременно открыты 1—2, редко 3 цветка. Каждый цветок открыт только один день, и, как правило, следующий бутон открывается на следующий день. После опыления околоцветник снова закрывается вокруг тычинки и завязи. Прицветник во время распускания цветка отогнут вниз, а затем он опять выпрямляется и охватывает будущий плод, как перед этим бутон. У. Хаманн наблюдал, что время опыления может изменяться. Иногда опыление происходит только при раскрывании или уже после закрытия цветка. Поэтому, считая самоопыление филидрума несомненным, У. Хаманн предлагает не пользоваться в данном случае понятием клейстогамии, о которой говорил К. Скоттсберг, а просто говорить о самоопылении. В природе, однако, не исключена возможность параллельного перекрестного опыления. Филидрум цветет в течение всего года, и в разных частях ареала, несмотря на отсутствие запаха, нектара и богатой пыльцы, а также несмотря на бледную окраску околоцветника, могут оказаться некоторые дополнительные возможности для перекрестного опыления. У филидреллы самоопыление установлено на гербарном и фиксированном материале. Филидрелла произрастает в районах периодической засухи и цветет только в октябре, после окончания дождей, когда почва еще насыщена влагой. Культивируемые растения изредка дают семена, и самоопыление весьма вероятно.

Являясь обитателями хорошо увлажняемых земель и образуя сообщества вблизи водопадов, во влажных оврагах и по краям ручьев, филидровые обладают легкими плавучими семенами, которые прорастают через неделю после набухания. По-видимому, вода — основной фактор для распространения их семян. Прорастание семян наземное.

Внутри семейства выявляется довольно тесное родство между отдельными родами. Т. Каруэль (1881) объединял в один род ортотилакс и гельмгольцию, а современные австралийские ботаники О. Эванс и Л. Джонсон (1966) считают выделение ортотилакса в особый род недостаточно обоснованным. Эти роды действительно имеют между собой много общего по внешнему облику, форме листьев и соцветий. Гельмгольция и ортотилакс более примитивны,

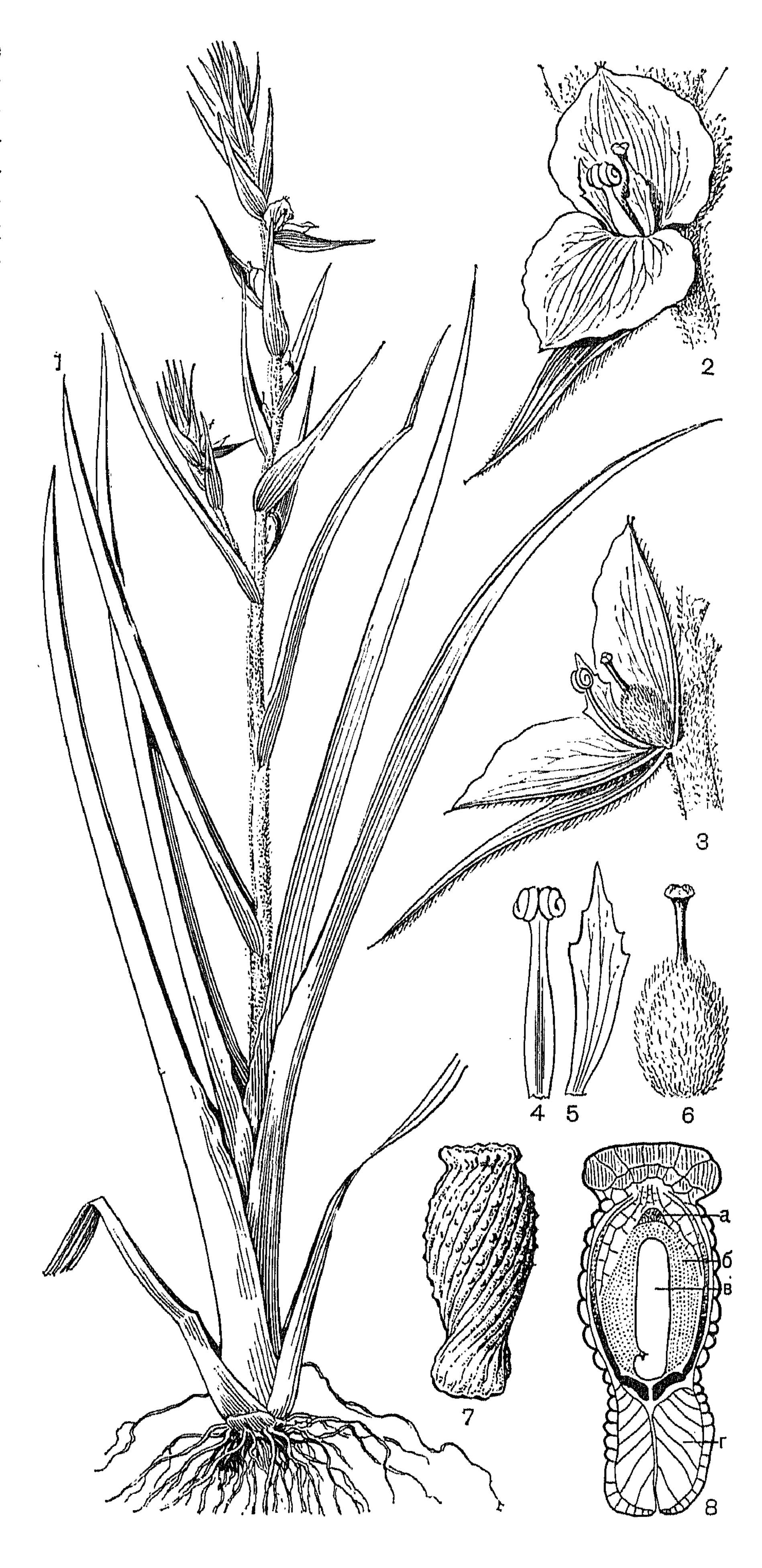


Рис. 114. Филидрум шерстистый (Philydrum lanuginosum):

1 — общий вид растения; *2* — раскрытый цветок; *3* — цветок с удаленным лепестком внутреннего круга околоцветника (вид сбоку); *4* — тычинка со спирально закрученными пыльниками (вид спереди); *5* — лепесток внутреннего круга околоцветника; *6* — гинецей; *7* — общий вид зрелого семени; *8* — продольный разрез семени (*а* — халазальный и *б* — микропилярный эндосперм, *в* — зародыш, *г* — семенная крышечка).

чем филидрум и филидрелла, хотя их уровень специализации во многом не одинаков. Каждый род имеет особенности, свойственные только ему: у филидрума — пыльца в тетрадах и спирально закрученные пыльники; у филидреллы — подземный клубень, почковидно выгнутый пыльник и упрощенное строение семенной кожуры; у ортотилакса — удлиненные веретенообразные семена; у гельмгольции — закрытые плоды. Близость между ортотилаксом и гельмгольцией особенно большая: прямые пыльники, форма внешнего круга околоцветника, ветвящееся соцветие, строение устьичного аппарата, характер корневища.

В экономическом отношении филидровые не представляют сколько-нибудь заметного интереса. Однако, как изящные и легко возделываемые растения, их выращивают на улицах Сиднея и во многих ботанических садах Европы. В теплицах филидрум цветет уже в первый год после посева. Его выращивают как однолетник и пересевают семенами. При подходящих условиях культивирования достигается богатое семенное возобновление. В Берлинском ботаническом саду отдельные экземпляры филидрума достигают двухметровой высоты и могут перезимовывать корневищами.

ПОРЯДОК СМИЛАКСОВЫЕ (SMILACALES)

СЕМЕЙСТВО ФИЛЕЗИЕВЫЕ (PHILESIACEAE)

В семействе филезиевых 8 родов и 12—13 видов. Они распространены почти исключительно в южном полушарии. Только у одного монотипного рода *гейтоноплезиум* (Geitonoplesium) ареал заходит в северное полушарие, на Филиппинские острова (остров Лусон). Представители семейства встречаются в Южной Америке — на Западе Аргентины и в Чили, к югу от 35° ю. ш. включая Фолклендские острова (*филезия* — Philesia, рис. 115, *лапажерия* — Lapageria, *лузуриага* — Luzuriaga), в Австралии на северо-западе (*элахантера* — Elachanthera) и на востоке (*петермания* — Petermannia), на островах Океании (*эвстрефус* — Eustrephus, рис. 116, гейтоноплезиум) и в Африке, где на юго-востоке растет единственный африканский представитель семейства — *бения сетчатая* (Behnia reticulata). Такой разрыв ареала семейства указывает на его большую древность. Наибольшее число видов приурочено к тропической и субтропической зонам. В умеренной зоне встречается лишь южноамериканский и новозеландский род лузуриага (карта 7).

Филезиевые — невысокие прямостоячие или стелющиеся полукустарники, лазающие кустарники или лианы с вечнозелеными кожистыми цельными листьями на коротких, иногда членистых (филезия) черешках или почти сидячие. Листья с 1—8 продольными, часто выпуклыми жилками и нередко развитыми поперечными, отчего жилкование имеет вид сетчатого (бения, лузуриага). Они варьируют от мелких линейных, длиной не более 1,5 см, до крупных широколанцетных и яйцевидных, длиной до 10 см (лапажерия). Любопытной особенностью некоторых представителей семейства (*гейтоноплезиум цимозный* — Geitonoplesium cymosum и *петермания усиковидная* — Petermannia cirrhosa) является повернутая на 180° листовая пластинка. В результате нижняя эпидерма листа с устьицами и прилегающая к ней губчатая паренхима располагаются сверху, а верхняя эпидерма с палисадной тканью — снизу. Для защиты устьиц, оказавшихся на верхней поверхности листа, соседние с ними клетки эпидермы увеличиваются в объеме и прикрывают устьица сверху. Губчатая ткань таких листьев приобретает некоторое сходство с палисадной тканью. Ксилема филезиевых представлена трахеидами с лестничными перфорациями, промежуточными между трахеидами и сосудами образованиями и сосудами с лестничной или простой перфорацией.

Цветки пониклые, колокольчатые или звездчатые, актиноморфные, обычно на членистых цветоножках, собраны в верхушечные или пазушные соцветия, или цветки пазушные одиночные (филезия, лапажерия, лузуриага). Лишь у петермании соцветия внепазушные, супротивные листьям. Околоцветник филезиевых 6-членный, его сегменты свободные, равные или три наружных значительно уступают по размерам внутренним (филезия). Сросшийся околоцветник имеет только бения сетчатая. Сегменты околоцветника разнообразны по величине, форме, консистенции, окраске, от мелких, длиной не более 5 мм, как у *эвстрефуса широколистного* (Eustrephus latifolius, рис. 116), до крупных, длиной до 8 см, как у лапажерии розовой, от тонких ланцетных до сочных лопатчатых, яркие карминно-красные (лапажерия, филезия), розовые, белые (эвстрефус, лузуриага), зеленовато-желтые (бения). Тычинки прикреплены к основанию сегментов околоцветника или к его трубке (бения). Нити тычинок свободные или сросшиеся по всей длине в ко-

роткую трубку (эстрефус) или только в основании (филезия). Пыльники интрорзные или, редко, экстрорзные (петермания), вскрываются одной или двумя (бения) продольными щелями или порами (лузуриага, эстрефус). Пыльцевые зерна однобороздные, с простой, трех- или четырехлучевой бороздой, редко безапертурные (лапажерия, филезия); оболочка пыльцевых зерен мелкобугорчатая или шиповатая; пыльцевые зерна филезии и лапажерии покрыты крупными шипами. Гинецей филезиевых образован тремя сросшимися плодолистиками, синкарпный или паракарпный (лапажерия, филезия, петермания); завязь верхняя, за исключением петермании, у которой она нижняя; у бении завязь в основании сжата и образует короткий гинофор (Э. Филлипс, 1951). Семязачатков в гнездах завязи несколько или много, кампилотропных. Цельное или трехлопастное, с чуть удлиненными лопастями рыльце едва выдается над тычинками.

Опыляют яркие карминно-красные цветки лапажерии и филезий колибри (К. Грант и В. Грант, 1968). Они собирают нектар, который выделяется и скапливается в ямчатых нектарниках в основании сегментов околоцветника, одновременно перенося пыльцу с цветка на цветок. Цветки лузуриаги, видимо, самоопыляются (Д. Мур, 1968). Бледноокрашенные мелкие цветки других филезиевых опыляют, очевидно, мелкие насекомые.

Плоды филезиевых — ягоды, от мелких и округлых, диаметром до 8 мм, до крупных продолговато-яйцевидных, длиной до 5 см (лапажерия). Интересно отметить, что у некоторых филезиевых (эстрефус) после длительного и полного высыхания сочного перикарпия ягоды вскрываются по трем гнездам подобно локулицидной коробочке. Ярко окрашенные и сочные плоды привлекают птиц и мелких животных, которые, поедая плоды, распространяют семена. С яркой окраской плодов связаны местные названия растений. Так, «кораллами гор» называют в Чили красные ягоды *лузуриаги укореняющейся* (Luzuriaga radicans), оранжевые плоды эстрефуса широколистного известны в Австралии как «ягоды вомбата», а зеленоватые сочные ароматные и съедобные плоды лапажерии розовой в Чили продают под названием «чилийских огурцов». Семена округлые или слегка неправильной формы, с мелкоячеистой семенной кожурой, иногда с крупным белым ариллоидом (эстрефус). Эндосперм обильный, а зародыш мелкий, прямой или слегка изогнутый.

Лиановидные филезиевые (эстрефус, гейтоноплезиум, лапажерия, бения) — обитатели влажных тропических и субтропических лесов и кустарниковых зарослей, где они оплетают свои-

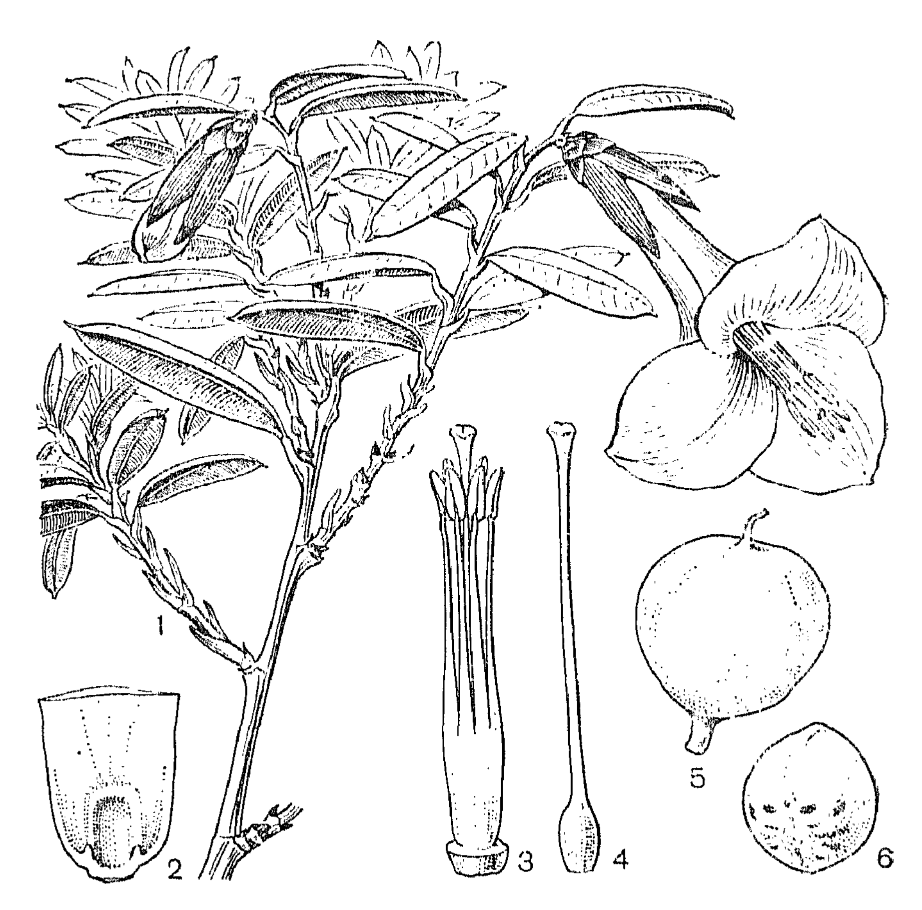


Рис. 115. Филезия самшитолистная (Philesia buxifolia):

1 — общий вид растения с цветком; *2* — основание лепестка с нектарником; *3* — андроцей; *4* — гинецей; *5* — плод; *6* — семя.

ми сизовато-зелеными, похожими на проволоку, сильно ветвистыми стеблями деревья и кустарники. Семена этих растений, разносимые птицами, иногда попадают на пни и стволы деревьев, прорастают там и растут на них как эпифиты, пока их корни не достигнут уровня земли. Филезиевые встречаются в светлых сухих лесах, на открытых склонах холмов и обнаженных скалах. Там они представлены невысокими прямостоячими или стелющимися полукустарниками. У многих из них в основаниях нижних ветвей на стеблях формируются воздушные стеблевые корни (филезия, лузуриага). Их развитие у стелющихся кустарников способствует широкому разрастанию растений и захвату ими большей площади питания. Способностью формировать стеблевые корни обладает и лиана лапажерия розовая. Однако формируются они только при полегании стеблей. На этом основано вегетативное размножение лапажерии — наиболее декоративного представителя семейства.

В настоящее время семейство филезиевых подразделяется на 3 подсемейства — *лузуриаговые* (Luzuriagoideae), *филезиевые* (Philesioideae с 2 родами — филезия и лапажерия) и *петерманниевые* (Petermannioideae с родом петермания).

Наиболее известным растением в семействе филезиевых является лапажерия. Она описана

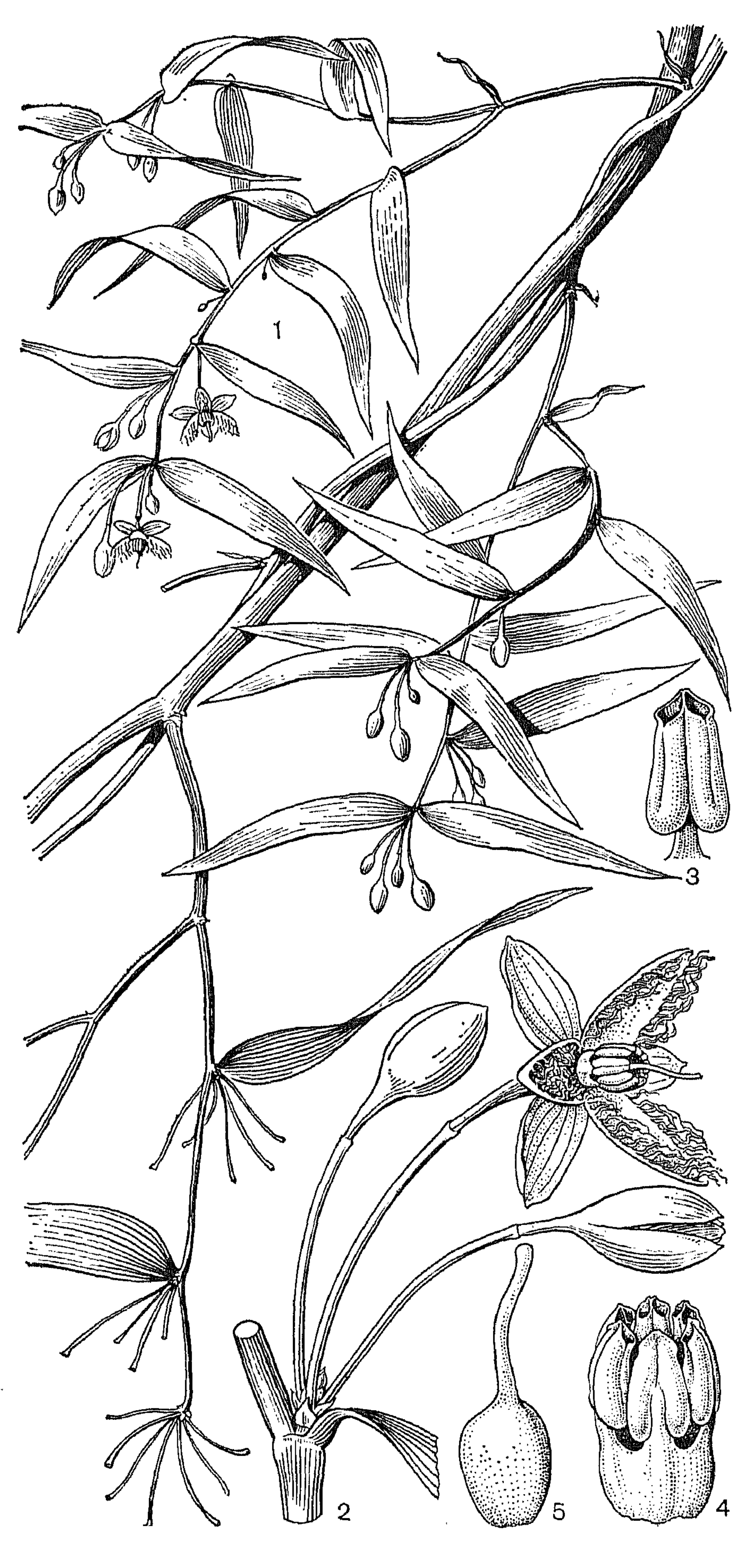


Рис. 116. Эвстрефус широколистный (Eustrephus latifolius):

1 — общий вид растения с цветками; *2* — цветок; *3* — зрелая тычинка со вскрывшимися пыльниками; *4* — андроцей; *5* — гинецей.

в 1802 г. и названа в честь жены Наполеона I — Жозефины ла Пажери. Лапажерия розовая — единственный представитель рода, эндемик Чили — встречается в густых лесах на западных склонах Анд в центральных районах Чили (от 35 до 40° ю. ш.) и впервые была собрана в окрестностях города Консепсьон. Эта лиана с блестящими кожистыми листьями и ярко-малиновыми крупными цветками поразила своей красотой путешественников, впервые увидевших ее в Чили (табл. 11). Лапажерия розовая — национальный цветок Чили.

В 1854 г. лапажерия была привезена в Европу английским садоводом У. Лоббом. С 1866 г. лапажерию розовую и ее форму с белыми цветками (var. albiflora) выращивали в оранжереях Петербургского (Ленинградского) ботанического сада вплоть до зимы 1941 г., когда оранжереи сада были разрушены. В Англии в 1872 г., в садоводстве Вича, был получен межродовый гибрид *филезии самшитолистной* (Philesia buxifolia, рис. 115) с лапажерией розовой, названный *филажерией Вича* (Philageria veitchii). Филажерия — вечнозеленый кустарник с длинными слегка вьющимися ветвями и розовыми цветками. Лапажерия и филажерия признаны лучшими вьющимися декоративными растениями для оранжерей и зимних садов. Мясистые веретеновидные корни лапажерии используют в народной медицине при лечении болезней, связанных с нарушением обмена веществ.

В роде филезия всего 3 вида, которые растут в горах, на лесных болотах в южных районах Чили. Это невысокие прямостоячие кустарники, ветви которых густо покрыты мелкими кожистыми, внизу белыми листьями с четко выраженной центральной жилкой (рис. 115). Листья филезий, особенно филезии самшитолистной, очень сходны с листьями подбела многолистного (Andromeda polifolia), произрастающего на болотах в северном полушарии. Ярко-розовые, крупные, длиной до 5 см, цветки филезии очень красивы, и с 1847 г. ее выращивают в садах Англии как декоративное растение.

Род лузуриага объединяет 3 вида, два из которых встречаются в Южной Америке — Перу, Чили, Аргентине — и на Фолклендских островах, а один — *лузуриага мелкоцветковая* (Luzuriaga parviflora) — в Новой Зеландии, включая остров Стьюарт. Ветви этих стелющихся или прямых кустарников покрыты многочисленными мелкими листьями с сетчатым жилкованием. Клетки нижней эпидермы листьев лузуриаг четко квадратные или прямоугольные с сильно утолщенными радиальными стенками, отчего листья снизу кажутся белыми. Прочные и гибкие стебли лузуриаги укореняю-

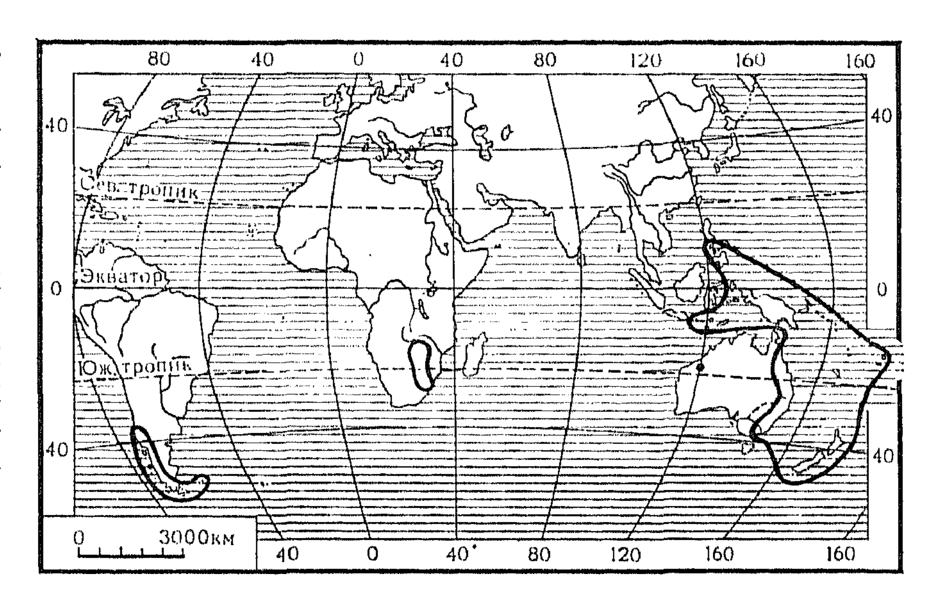
щейся местные жители используют для плетения корзин.

В кустарниковых зарослях Зимбабве, Свазиленда, Трансвааля и Наталя в Юго-Восточной Африке растет лиана бения сетчатая — единственный представитель рода. Растение имеет очень красивые с изящным сетчатым жилкованием кожистые листья.

Во влажных лесах Восточной Австралии и на островах Новая Гвинея и Новая Каледония часто встречается лазающий, сильно ветвящийся кустарник с подземным корневищем и утолщенными мясистыми корнями — эвстрефус широколистный — единственный вид рода. Его мелкие белые цветки в короткокистевидных соцветиях обильно покрывают ветви. Нитевидные выросты длиной до 1,5 см эпидермальной ткани внутренних сегментов околоцветника покрывают их края (рис. 116).

К роду эвстрефус наиболее близок монотипный род гейтоноплезиум. Ареал его единственного вида — гейтоноплезиума цимозного — очень широк и охватывает восточные районы Австралии, многие острова Океании — Новая Гвинея, Новая Каледония, Фиджи и Новые Гебриды, Соломоновы и Молуккские, Сумбава — и заходит в северное полушарие на Филиппинские острова (остров Лусон).

На северо-западе Австралии встречается малоизвестный монотипный род элахантера, а на юго-востоке — род петермания с единственным видом петермания усиковидная. Петермания — вьющееся растение и обладает рядом признаков, таких, как супротивное по отношению к листу расположение соцветия, нижняя завязь, экстрорзные пыльники, которые послужили причиной для выделения этого рода некоторыми авторами (Дж. Хатчинсон, 1934, 1959) в самостоятельное семейство *петерманниевые* (Petermanniaceae).



Карта 7. Ареал семейства филезиевых.

СЕМЕЙСТВО СТЕМОНОВЫЕ (STEMONACEAE)

Семейство стемоновых состоит из 3 родов и 30 видов, обитающих главным образом в тропиках и теплых областях Восточной, Южной, Юго-Восточной Азии и Северо-Восточной Австралии; один представитель этого семейства — *крумия немногоцветковая* (Croomia pauciflora, рис. 119) — произрастает на юго-востоке США.

Стемоновые — многолетние корневищные травы с прямостоячими стеблями или травянистые лианы с клубневидными корнями (виды *стемоны* — Stemona, см. рис. 118). Сосуды с лестничной перфорацией, обычно только в корнях, но иногда (у стемоны) они имеются и в стеблях. Листья очередные, супротивные или мутовчатые; широкая листовая пластинка с 5—11 (иногда до 15) дуговидно сходящимися главными и многочисленными поперечными, вторичными жилками (рис. 118, 7). Устьица аномоцитные. Цветки в малоцветковых пазушных соцветиях, обычно обоеполые, очень редко однополые (часть цветков у *стемоны Куртиса* — S. curtisii), актиноморфные, 2-членные. Околоцветник венчиковидный, состоящий из 4 сегментов, расположенных в 2 кругах; сегменты свободные или иногда сросшиеся у основания. Тычинок 4, в 2 круга или редко в 1 круг; тычиночные нити свободные или почти свободные; пыльники интрорзные, раскрывающиеся продольной щелью; у видов стемоны пыльники с большим надсвязником (рис. 118, *2*). Пыльцевые зерна однобороздные. Гинецей из 2 плодолистиков; завязь верхняя или редко полунижняя (у рода *стихоневрон* — Stichoneuron), 1-гнездная; столбик короткий или чаще рыльце сидячее (рис. 117); семязачатков 2 или много, они базальные и ортотропные, или апикальные и анатропные, или гемитропные (у крумии), битегмальные, крассинуцеллятные. Плод, за исключением стихоневрона,— коробочка, раскрывающаяся 2 створками. Семена удлиненные, ребристые, с маленьким зародышем и обильным эндоспермом.

Произрастают стемоновые в субтропических или тропических горных лесах, на горных склонах или в долинах, предпочитая тенистые места, заросли кустарников. Обыкновенно они растут на сухих песчаных или глинистых почвах, но иногда *стемона клубневая* (Stemona tuberosa, рис. 118, *1—7*) встречается и на сырых илистых почвах. Стихоневрон и некоторые виды стемоны встречаются на высоте 1100—1800 м над уровнем моря. В Японии виды крумии обычны на плантациях криптомерии японской (Cryptomeria japonica), а крумия немногоцветковая селится по отвесным лесистым берегам рек, выбирая места в густой тени обрывов, на рыхлых осушенных почвах.



Рис. 117. Стихоневрон перепончатый (Stichoneuron membranaceum):

1 — общий вид; *2* — соцветие; *3* — цветок; *4* — продольный разрез цветка, видны висячие семязачатки; *5* — тычинка.

Цветут стемоновые в марте — июле. О биологии семейства сведений мало, но, скорее всего, стемоновым свойственна энтомофилия. В пользу этого предположения говорят строение цветка (большие надсвязники у видов стемоны, множество сосочков на внутренних стенках околоцветника у крумии), окраска (например, у стемоны клубневой пурпурно-красный, иногда голубой околоцветник и тычинки с ярко-желтыми надсвязниками и фиолетовыми пыльниками; оранжевые пыльники у *крумии разночашелистиковой* — Croomia heterosepala) и запах, чаще всего неприятный для человека, а у стемоны клубневой исключительно тяжелый, зловонный. По мнению П. Кунта (1904), цветкам *стемоны яванской* (Stemona javanica), возможно, свойственно самоопыление. Цветок этой стемоны устроен так, что при распускании околоцветник остается полуоткрытым; длинные лопасти надсвязников плотно смыкаются друг с другом и образуют подобие купола над гинецеем, тем самым предохраняя рыльце от попадания пыльцы с другого цветка.

Семена стемоновых снабжены ариллусами или ариллусовидными придатками — элайосомами, делающими их привлекательными для птиц, муравьев и других животных. Кроме того, возможно, что семена некоторых видов стемоны распространяются анемохорно; в раскрывшихся коробочках семена свисают на длинных нитевидных семяножках и, оторванные ветром, могут отлететь на какое-то расстояние от материнского растения. У крумии немногоцветковой, растущей по обрывистым берегам рек, семена с плотной кожурой могут распространяться и водным путем, но естественное возобновление этого вида крумии невысокое, что ведет к сокращению численности популяций растения, и это вызывает озабоченность американских ученых (П. Б. Томлинсон и Э. С. Айенсу, 1968).

Семейство стемоновые подразделяется на две трибы: *крумиевые* (Croomieae) и собственно *стемоновые* (Stemoneae).

Триба крумиевых характеризуется прямостоячими жесткими стеблями, пыльниками без надсвязников и висячими семязачатками. Известный японский ботаник Т. Накаи (1943) выделял эту трибу в самостоятельное семейство *крумиевые* (Croomiaceae), которое признается и некоторыми другими ботаниками. Крумиевые состоят из 2 родов — *крумии* (Croomia), названной в честь одного из первых американских ботаников Г. Б. Крума, и *стихоневрона* (Stichoneuron).

Род крумия (всего 3 вида) имеет дизъюнктивный ареал: 2 его вида — *крумия японская* (C. japonica) и крумия разночашелистиковая — растут в Японии на островах Хонсю, Сикоку и Кюсю, а третий вид — крумия немногоцветковая — обитает в юго-восточной части США, в штатах Флорида, Джорджия и Алабама. Такая разорванность ареала позволила знаменитому американскому ботанику прошлого века Эйсе Грею (1846) впервые высказать предположение о древнем флористическом родстве Северной Америки и Восточной Азии. Виды крумии — многолетние травы высотой 30—60 см, с ползучими, широко простирающимися корневищами, которые, однако, находятся в почве на небольшой глубине, что делает особи крумии уязвимыми — растения легко вырываются. Листья длиной 6—15 см и шириной 3—8 см расположены в верхней части гладкого, прямого стебля и имеют овальную или продолговато-овальную форму. В соцветиях обычно 1—4 небольших висячих цветка на слегка утолщенной наверху цветоножке длиной 5—8 мм, с маленьким прицветником. Сегменты околоцветника желтовато-зеленые или зеленые; у крумии разночашелистиковой околоцветник слегка зигоморфный, так как 1 из 4 сегментов несколько больше остальных. У крумии японской края околоцветника немного отогнуты. Внутри сегменты покрыты редкими тупыми сосочками, а у крумии японской и крумии немногоцветковой такими сосочками покрыты и тычиночные нити. Эти сосочки состоят из крупных клеток, цитоплазма которых содержит антоциан. Расположенные супротивно

сегментам околоцветника 4 тычинки образуют 1 круг. Нектарников у крумии нет. При плодах сохраняется околоцветник. Семена с выступающими продольными ребрами, широкоовальные, длиной 4 мм, с короткой семяножкой, снабженной массивным пучком мясистого щетинистовидного образования.

Второй род трибы крумиевых — стихоневрон (только 2 вида) — произрастает в Восточной Индии (Ассам и Манипур), в Бангладеш, Таиланде, на полуострове Малакка (*стихоневрон хвостатый* — Stichoneuron caudatum) и в Индонезии. Виды стихоневрона — прямостоячие, жесткие, гладкие или слегка опушенные травы с коротким корневищем и умеренно ветвистым стеблем. Листья супротивные, на коротких черешках, линейно-продолговатые. Соцветие пазушное, как бы лежащее вдоль главной жилки листа и несущее кисть очень мелких зеленовато-желтых цветков на маленьких цветоножках и с щетинковидными прицветниками. Околоцветник колокольчатый, с яйцевидными сегментами; тычинок 4, приросших к основаниям сегментов околоцветника, с короткими, толстыми, слегка загнутыми наружу нитями; рыльце 3-лопастное, сидячее (рис. 117). Плод сухой, односемянный. В литературе о плодах стихоневрона чаще всего сообщается, что «их никто не видел» (например, известный английский ботаник Г. Ридли в работе 1937 г. указывает, что на полуострове Малакка, как и в Гималаях, встречаются только стерильные особи стихоневрона). Но в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде хранится уникальный гербарный материал, собранный еще в 1856 г. в Ассаме самим Дж. Д. Хукером и Т. Томсоном, в котором имеется половинка плода *стихоневрона перепончатого* (S. membranaceum, рис. 117).

Монотипная триба стемоновых состоит из рода стемона, в котором насчитывается 25 видов. Растут виды стемоны в Японии (2 вида: *стемона японская* — Stemona japonica и *стемона сидячелистная* — S. sessilifolia), в Центральном, Южном и Юго-Западном Китае (кроме широко распространенных стемоны клубневой, стемоны сидячелистной и других, здесь произрастают 2 эндемичных вида: *стемона прямостоячая* — S. erecta и *стемона раскидистая* — S. vagula), в Восточной Индии (Орисса, Ассам, Манипур), Бангладеш, в Таиланде, Бирме, на острове Шри-Ланка, в Индонезии (*стемона яванская* — S. javanica), на Филиппинских островах и на острове Новая Гвинея. Наконец, встречается стемона в Северо-Восточной Австралии (*стемона австралийская* — S. australiana). Виды стемоны — длинные вьющиеся или невысокие прямостоячие (высотой

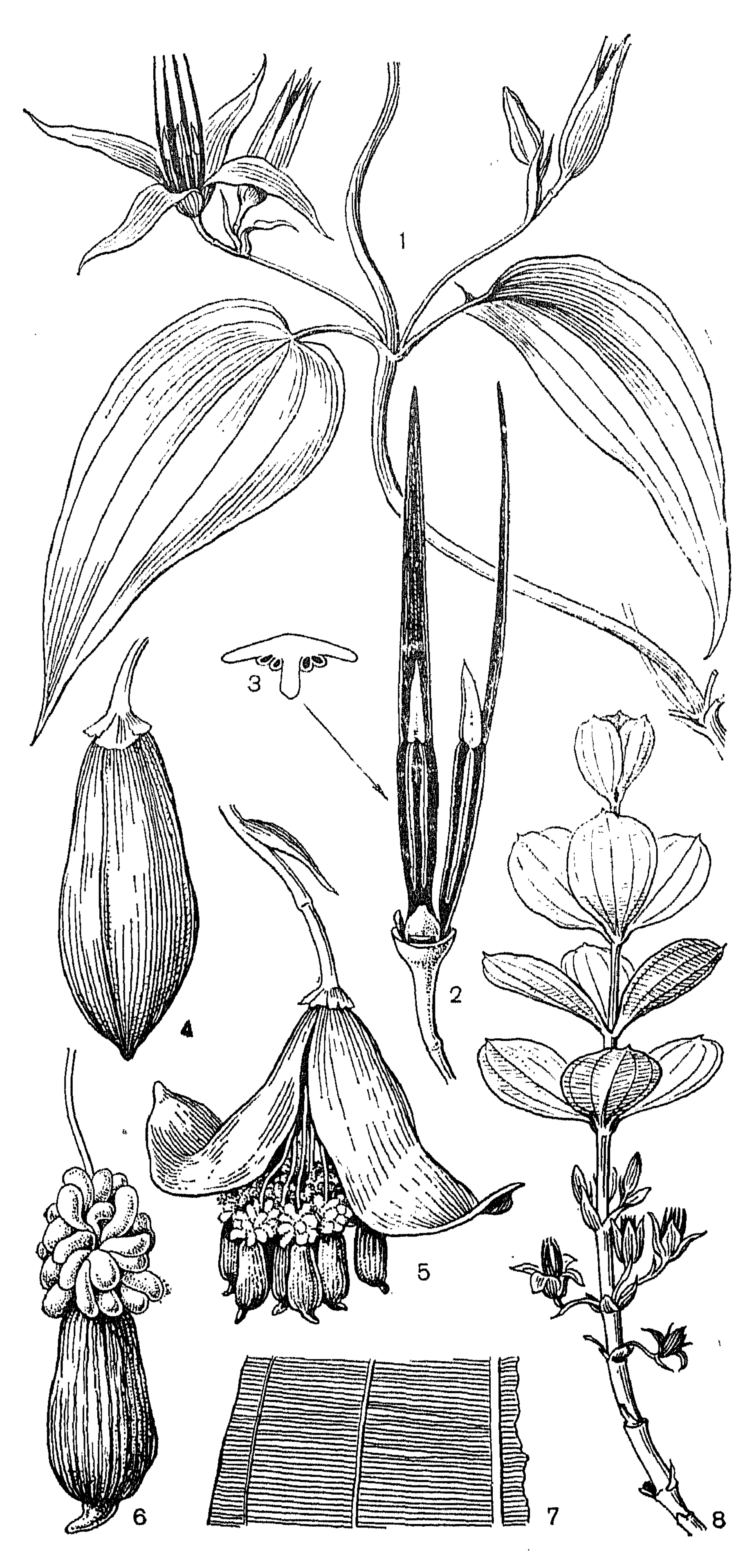


Рис. 118. Стемоновые.

Стемона клубневая (Stemona tuberosa): *1* — часть растения с цветками; *2* — тычинки с надсвязниками; *3* — поперечный разрез тычинки; *4* — плод; *5* — раскрытая коробочка с семенами; *6* — семя; *7* — часть листовой пластинки. Стемона сидячелистная (S. sessilifolia): *8* — надземная часть растения.

около 30 см у стемоны сидячелистной) травы или лианы с короткими корневищами и мясистыми клубневидными корнями, с облиственным стеблем. Листья супротивные или чаще мутовчатые, на черешках или сидячие, яйцевидные, округлые, с 3 — многими главными и многочисленными поперечными жилками. Цветки одиночные или собраны в малоцветковые пазушные соцветия, обоеполые, очень редко однополые. Сегменты околоцветника ланцетные, свободные, бледно-зеленые, с многочисленными пурпурно-красными жилками. Тычинки очень длинные (у стемоны клубневой длиной до 35 мм), с ланцетными или линейными надсвязниками и сросшимися у основания красными или пурпурно-фиолетовыми, иногда голубыми нитями; пыльники остроконечные, окрашенные в желтые или фиолетовые тона, рыльце сидячее. Семена продолговатые, с нитевидной, на конце волосистой семяножкой и снабжены беловатым или бесцветным ариллусом или ариллусовидным придатком.

Практическое значение стемоновых сравнительно невелико. Издавна китайская народная медицина, берущая свое начало в глубокой древности, использует клубневидные корни некоторых видов стемоны (главным образом стемоны клубневой) для лечения ряда заболеваний. Китайские кулинары также не обошли вниманием эти растения. Клубни стемоны клубневой, сваренные или тушенные со свининой,— довольно популярное блюдо. В корнях стемоны содержатся специфические алкалоиды — стемонин, стемонидин и изостемонидин. В Японии отвар из корней стемоны сидячелистной и стемоны японской используют как инсектицидное средство против кожных паразитов у крупного рогатого скота.

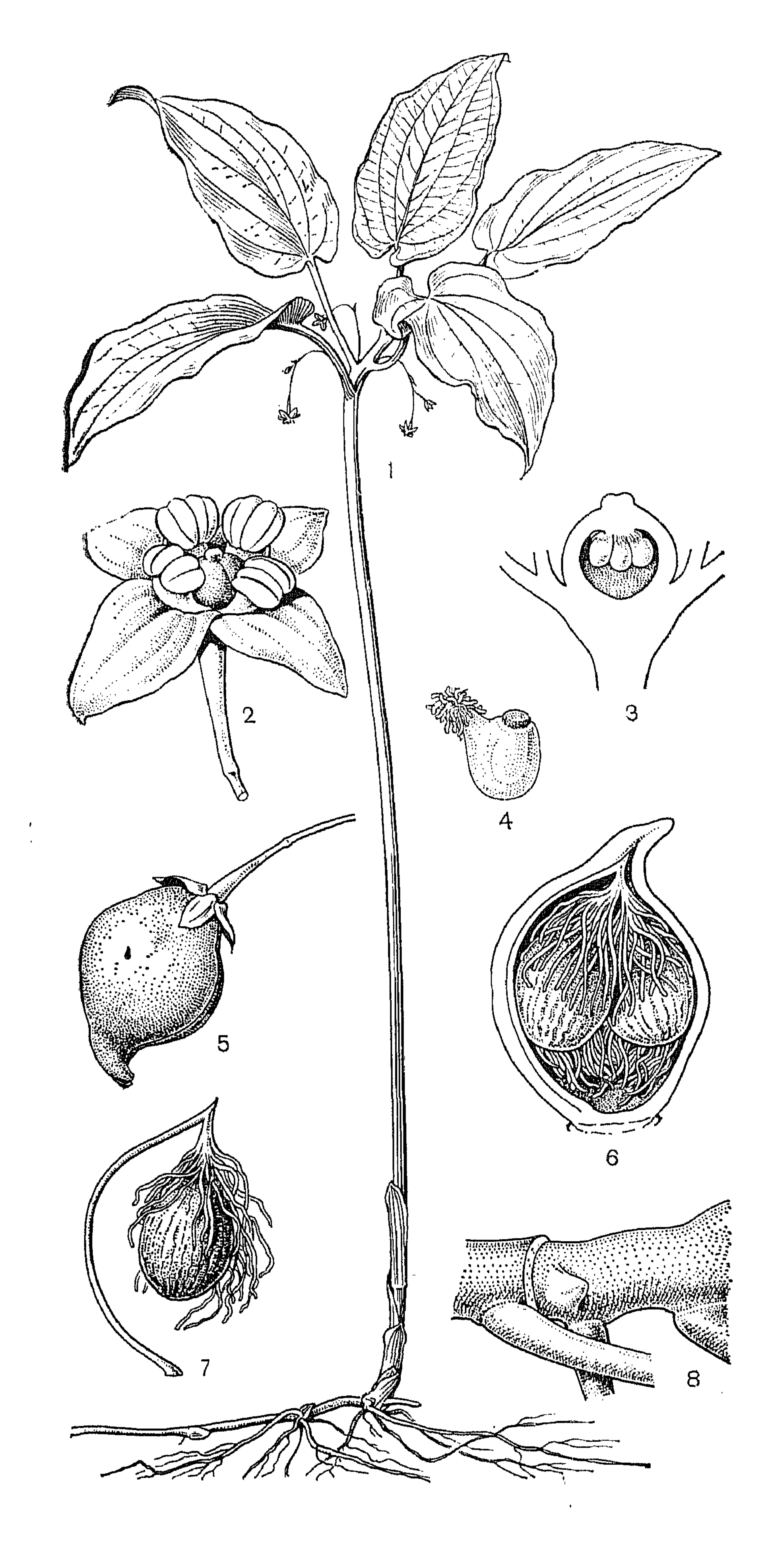


Рис. 119. Крумия немногоцветковая (Croomia pauciflora):

1 — общий вид; *2* — цветок; *3* — гинецей (видны висячие семязачатки); *4* — семязачаток; *5* — плод; *6* — продольный разрез плода; *7* — семя; *8* — часть корневища.

СЕМЕЙСТВО ТРИЛЛИЕВЫЕ (TRILLIACEAE)

В это семейство входят 4 рода и около 60 видов, распространенных в гумидных областях северного полушария. Монотипный японский род *кинугаса* (Kinugasa) растет на острове Хонсю. Небольшой евразиатский род *парис* (Paris), насчитывающий всего 5—6 видов, распространен в Средиземноморье, Европе, на Кавказе, в Сибири и Восточной Азии (включая Дальний Восток СССР). Род *даисва* (Daiswa), который современными авторами без достаточных оснований включается в род парис, насчитывает около 15 видов. Виды даисвы распространены в умеренной зоне Гималаев (на западе до Пенджаба и Кашмира), в Северо-Восточной Индии, Северной Бирме, континентальном Китае, на островах Хайнань и Тайвань, в Северном Индокитае. Четвертый и самый большой род триллиевых — это род *триллиум* (Trilli-

um), насчитывающий около 40 видов, из которых 5 видов встречаются в Азии от Западных Гималаев до Японии и Камчатки, а остальные виды приурочены к Северной Америке.

Виды триллиевых — типичные мезофиты, предпочитающие влажные почвы. Они растут обычно в тенистых местах, в хвойных и лиственных лесах, на влажных местах среди кустарников и на горных лугах.

Триллиевые— многолетние травы с длинным или коротким (иногда почти клубневидным), горизонтальным или вертикальным моноподиальным корневищем, от верхушки которого ежегодно отходит один, иногда два, редко несколько однолетних побегов. Стебель всегда простой, прямостоячий, короткий или высокий (у некоторых видов даисвы высотой до 2 м), с несколькими короткими листовыми влагалищами у основания. Редко растение фактически бесстебельное, если не считать очень короткого подземного стебля, лишь иногда поднимающегося на несколько сантиметров над землей, как у *триллиума черешчатого* (T. petiolatum). Хотя стебель триллиевых в момент цветения всегда прямостоячий, у *триллиума зеленолепестного* (T. chloropetalum) он перед созреванием плодов полегает и продолжает свое развитие в горизонтальном положении, что объясняется как дополнительное приспособление к мирмекохории. Листья триллиевых в мутовках по 3 (триллиум) или по 4—22 (остальные роды) в верхней части стебля, сидячие или на черешках, от линейных до яйцевидных, эллиптических, округлых или ромбических, у некоторых видов даисвы (например, у *даисвы Фарже* — Daiswa fargesii) у основания более или менее сердцевидные; жилкование листьев характеризуется большей или меньшей сетчатостью. Устьица аномоцитные. Сосуды только в корнях, с лестничной перфорацией. Цветки триллиевых всегда одиночные на верхушке стебля, обычно довольно крупные, большей частью на прямой или редко согнутой цветоножке (достигающей у некоторых видов даисвы длины более 1 м), обоеполые, актиноморфные, трехчленные или реже четырехчленные, с двойным околоцветником или иногда безлепестные. Сегменты околоцветника свободные. Чашелистики обычно ланцетные, как правило, зеленые, редко белые (кинугаса), сохраняющиеся и продолжающие увеличиваться в размерах до созревания плода. Лепестки от нитевидных до овальных или яйцевидных, опадающие или усыхающие после цветения, белые, желтые, желтовато-зеленые, зеленые, розовые, пурпурные, коричнево-пурпурные и буровато-красные. Тычинок от 6 до 22, чаще всего 6—12 (у триллиума всегда 6), прикрепленные к основанию сегментов околоцветника; нити обычно короткие, тонкие, плоские; пыльники прикреплены к нити основанием, продолговатые или нитевидные, у некоторых видов париса и даисвы с хорошо развитым надсвязником (который у *даисвы тибетской* — D. thibetica достигает в длину 12—16 мм), раскрывающиеся продольной щелью. Пыльцевые зерна однобороздные. Гинецей паракарпный или реже синкарпный (скорее всего вторичносинкарпный), из 3—10 плодолистиков (у триллиума всего 3 плодолистика); завязь верхняя, 1-гнездная или 3—4-гнездная, с многочисленными анатропными семязачатками; столбики свободные или чаще более или менее сросшиеся. Плоды более или менее мясистые, ягоды (у триллиума к созреванию иногда высыхающие) или коробочковидные, раскрывающиеся локулицидно (даисва). Семена с эндоспермом и с очень маленьким недоразвитым зародышем, эллипсоидальные и слегка согнутые или более или менее шаровидные, у рода триллиум снабженные белым придатком, представляющим собой строфиолу (утолщение верхней части шва рядом с короткой семяножкой), у остальных родов придатки отсутствуют, но у даисвы семя окружено сочной саркотестой; только роды парис и кинугаса лишены как придатков, так и саркотесты и семя окружено сухой сетчатой оболочкой. Интересно отметить, что у представителей триллиевых самые крупные хромосомы среди всех изученных в этом отношении цветковых растений.

После этой общей характеристики семейства познакомимся с каждым из четырех родов в отдельности. Начнем с наиболее знакомого читателю рода парис, русское народное название которого «вороний глаз» основано на черных ягодах этого растения. Для видов этого рода характерны тонкие, длинные, горизонтальные корневища, ежегодно нарастающие своей верхушкой; невысокий стебель с 4—12 листьями и относительно небольшими цветками с 4 или реже 5 чашелистиками, 8—10, иногда 6 тычинками и 4- или реже 5-гнездной (изредка 6-гнездной) завязью с таким же числом свободных тонких столбиков с верхушечными рыльцами. Плоды представляют собой довольно типичные ягоды сизовато-черного цвета, ядовитые. Очень интересен цикл развития париса, в частности одного из наиболее распространенных его видов — *париса обыкновенного* (Paris quadrifolia). Это единственный вид этого рода, встречающийся в Средиземноморье, Европе и Западной Сибири и во многих отношениях самый изученный его представитель, которому посвящено довольно много исследований. Цикл развития париса обыкновенного особенно детально изучен С. С. Трофимовым (1956), который следующим образом описывает его. Весной,

уже вскоре после таяния снега, из-под лесной подстилки появляется молодой побег париса со свернутыми в трубочку листьями, защищающими цветок. Уже через 10—15 дней листья на побеге расправляются и почти достигают нормальных размеров. Еще через некоторое время появляются первые цветущие экземпляры, а в мае наблюдается массовое цветение. В начале июня парис отцветает, а в начале августа дает зрелые ягоды. Осенью листья увядают, и при первых же заморозках отмирает весь надземный побег. От растения остается лишь подземное корневище с хорошо заметным следом прикрепления надземного побега и крупной шпоровидной почкой возобновления на верхушке. Ранней весной, когда показывается молодой побег, почка возобновления, прикрытая той же самой шпоровидной чешуей (низовым листом), что и сам побег, находится еще в покое. Но к моменту зацветания надземного побега почка возобновления трогается в рост и пробивается сквозь прикрывающую ее чешую. К моменту массового цветения почка увеличивается в полтора-два раза и состоит из 2 хорошо отличимых частей — плотного, утолщенного основания и несколько суженной верхушки. Верхушечная почка покрыта плотной беловатой чешуей. Если снять эту чешую, то в ней можно обнаружить целых 2 зачаточные почки: корневищную треугольной формы и стеблевую. Стеблевая почка, прикрытая двумя узкими чешуями — зачатками предлистьев,— заключает зачатки как листьев, так и сегментов околоцветника. Значительно сложнее строение расположенной рядом с ней корневищной почки. В ней под плотным чехликом находятся еще две почки: миниатюрная корневищная и лучше дифференцированная стеблевая с двумя чешуйками — предлистьями. В стеблевой почке, второй по счету, имеются не только зачатки листьев и околоцветника, но даже начавшие обособляться внутренние части цветка в виде бугорков. Вторая корневищная почка хотя и очень мала, но в ней уже обособлены стеблевая и корневищная части. Следовательно, в почке возобновления, трогающейся в рост во время зацветания молодого надземного побега, имеются зачатки 4 почек: конечной корневищной и 3 стеблевых. Интенсивный рост молодого корневища вороньего глаза с почкой возобновления начинается ко времени отцветания надземного побега, т. е. в начале лета. На этой стадии уже в самой верхушечной почке, третьей по счету, под прикрывающей ее чешуей можно легко отличить будущую стеблевую и корневищные почки. С боков к стеблевой почке прилегают два небольших выроста треугольной формы — будущие пленчатые предлистья, прикрывающие стеблевую почку и при развитии надземного побега остающиеся у его основания. Как указывает далее С. С. Трофимов, вот эта стеблевая почечка в большинстве случаев и является тем зачатком, из которого к осени сформировывается материнская почка, весной следующего года образующая надземный побег. В июне первое междоузлие корневища достигает половины нормального развития. Значительно увеличивается также верхушечная часть корневища, что в основном происходит за счет вытягивания второго междоузлия, пока еще прикрытого общим чехликом. Стеблевая почечка, обнаруживаемая после удаления этого чехлика, уже прекратила дальнейший рост. Так как молодое корневище париса обыкновенного всегда дает больше одного междоузлия (два или чаще три), то первая стеблевая почечка во всех случаях засыхает, что делает непонятным, почему она вообще образуется. Во второй стеблевой почечке высотой 1,5 мм, находящейся под внутренней чешуей, помимо зачатков листьев и сегментов околоцветника, хорошо видны зачатки 8 тычинок, имеющих вид сосочковидных бугорков, а также уже и гинецей. Со стороны корневищной почки стеблевая почка охватывается двумя предлистьями. В верхушечной (третьей) стеблевой почке уже хорошо заметны четыре зачатка будущих стеблевых листьев и куполовидный конус нарастания между ними. В течение второй половины июня молодое корневище достигает в длину 3,4—4 см. К этому времени полностью сформировывается первое междоузлие, на котором появляются небольшие корешки, и одновременно начинается активный рост второго междоузлия и верхушечная почка пробивает прикрывающий ее довольно плотный чехлик. Этот чехлик в дальнейшем сохраняется в виде тоненькой пленки у основания второго междоузлия, имея в своей пазухе редуцированную стеблевую почку. Вторая стеблевая почка в июне все еще продолжает увеличиваться и в ней хорошо видны зачатки листьев и часть цветка. Несмотря на это, из этой почки не всегда формируется та стеблевая почечка, которая даст надземный побег следующего года. Это происходит лишь в тех случаях, когда на молодом корневище формируются два сегмента. Тогда вторая стеблевая почка становится основной, начинает перетягивать к себе запасы питательных веществ, а самая верхушечная почечка, третья по счету, на короткое время задерживается в своем росте и развитии. При наличии на молодом корневище трех сегментов основная стеблевая почка образуется из почечки, находящейся в самой верхушечной корневищной почке, начинающей интенсивный рост с середины июня. В конце июня — в первой декаде июля

уже можно безошибочно установить, будет ли корневище иметь два или три междоузлия. На корневищах с тремя междоузлиями вторая стеблевая почка прекращает свой рост, а затем засыхает, как и первая; в тех редких случаях, когда образуются четыре междоузлия, засыхают три почки. В зависимости от количества междоузлий на вновь образующемся корневище значительно меняется и процесс дальнейшего развития новой почки возобновления. При двух междоузлиях вторая стеблевая почка быстро увеличивается в размере, задерживая тем самым рост и развитие верхушечной пары почек. В ней на коротеньком стебельке имеются довольно хорошо обособившиеся зачаточные листья длиной до 2—3 мм, сегменты околоцветника, зачатки тычинок и гинецей, представленный четырьмя сосочковидными выступами. Конечная же почка временно приостанавливается в росте и поэтому оказывается у основания стеблевой почки. Она содержит, помимо зачатка стеблевой почки с обособившимися зачатками листьев и сегментов околоцветника, еще две почки — корневищную и стеблевую. Следовательно, при двух междоузлиях на молодом корневище в конце июня — начале июля на оси первого порядка сохраняются зачатки двух стеблевых и одной корневищной почки. При трех же междоузлиях на корневище в конечной почке в это время обычно содержатся лишь два зачатка — корневища и стебля, но часто оба зачатка в виде слабо дифференцированных бугорков. В конце июля в основном заканчивается прирост корневища и на всех междоузлиях появляются корешки. Молодое корневище заканчивается почкой, заключенной в плотную пленчатую чешую и несколько изогнутой кверху. В крупных почках зачаточный побег будущего года вполне дифференцируется ко времени созревания плодов. Он состоит из стебля высотой 4—5 мм с 2 предлистьями у основания и сложенных трубочкой листиков длиной до 8 мм, прикрывающих зачаточный цветок. В течение трех недель июля листья зачаточного побега увеличиваются в три раза. Крупнее становятся и сегменты околоцветника, а тычинки достигают в длину 3—5 мм; гинецей уже дифференцирован на завязь и столбики с рыльцем. Ко времени засыхания надземного побега стеблевая почка, включенная в плотный пленчатый чехол, достигает в высоту 30 мм. Но, как отмечает С. С. Трофимов, несмотря на такое развитие стеблевой почки, в которой уже вполне обособилась даже часть цветка, в осеннем состоянии вороньего глаза поражает не стеблевая почка, а корневищная почка, т. е. почка возобновления будущего года. В ней имеются три зачатка стеблевых и один зачаток корневищной почки, что вполне обеспечивает формирование стеблевой почки в будущем году даже при наличии трех междоузлий на корневище. Осенью почки продолжают развитие до начала зимы. Подобным же образом происходит развитие у кавказского *париса неполного* (Paris incompleta), *париса мутовчатого* (P. verticillata) и других видов.

Сложность и своеобразие формирования молодого отрезка корневища и почки возобновления париса С. С. Трофимов связывает с присущим этому роду моноподиальным способом ветвления. У корневищных трав с симподиальным способом ветвления, например у купены (Polygonatum), дочерняя почка возобновления закладывается в пазухе низового листа только после сформирования корневища и обособления зачатка надземного побега. В предзимнем состоянии в этих почках обычно бывает несколько чешуй, будущих низовых листьев, прикрывающих конус нарастания. Ежегодный отрезок молодого корневища париса формируется при наличии зачатков двух-трех стеблевых почек. Но из закладывающихся стеблевых почек часть их недоразвивается и, оказавшись у основания второго или третьего междоузлия корневища, засыхает. Этой участи подвержена при двух сегментах на корневище половина почек, а при трех сегментах — две трети их. Поэтому С. С. Трофимов ставит вопрос о биологическом значении для вороньего глаза пазушных почек, неизбежно засыхающих при формировании ежегодного отрезка корневища. На этот вопрос он отвечает следующим образом. Если исходить из особенностей строения почки возобновления париса, у которого стеблевая и корневищная почки находятся под прикрытием общей чешуи и только в таком состоянии могут нормально развиваться, вполне можно допустить, что в прошлом корневище париса ежегодно образовывало только одно междоузлие. В таком случае из первого зачатка стеблевой почки могла формироваться материнская почка, на следующий год дающая надземный побег. Но в дальнейшем приспособительная эволюция париса пошла в направлении увеличения количества междоузлий, что лучше обеспечивало накопление запасов питательных веществ и формирование более разветвленной корневой системы.

Корневище париса обычно не ветвится, но нередко наблюдается ветвление путем заложения боковых почек в пазухе чешуй — низовых листьев у основания междоузлия. Боковая почка не имеет никакой связи со стеблевой почкой, остающейся в пазухе чешуи и потом засыхающей. Как отмечает С. С. Трофимов, вегетативная почка проходит сложный путь развития. В первый год она представляет со-

бой плотный мясистый вырост, прикрытый в нижней части остатками чешуи и не имеющий ни зачатков листьев, ни каких-либо иных образований. Только на второй год на этом выросте закладывается стеблевая почка возобновления, а надземный побег, по-видимому, образуется только на второй год.

Таким образом, у париса продолжительность малого цикла развития, начинающегося с заложения почки возобновления и образования надземного побега, охватывает три вегетационных сезона. Заложенные летом дочерние почки перезимовывают в материнской почке. На будущий год из второй или третьей по счету дочерней почки сформировывается почка возобновления, которая лишь через год дает надземный побег с продолжительностью вегетирования около полугода (С. С. Трофимов, 1956).

Как же опыляются цветки париса? Как это ни странно, несмотря на широкое распространение этого рода, особенно париса обыкновенного, мы не имеем пока еще вполне ясного представления о биологии его опыления. В классической европейской литературе по биологии цветка париса обыкновенного мы найдем следующие сведения. Цветки лишены запаха и нектара. Они протогиничны: рыльца бывают готовы к восприятию пыльцы еще в то время, когда цветок только начинает раскрываться. Пыльники раскрываются лишь несколькими днями позже. Обычно считается, что темно-пурпурные завязи и рыльце привлекают мух, принимающих их за гнилое мясо. Но в действительности растение ничего не предлагает мухам, которые фактически остаются обманутыми.

Цветок-обманщик очень хорошо использует посетителей: когда пыльники раскрываются, насекомые почти неизбежно обмазываются пыльцой, которая переносится ими на другие растения. Так как рыльце на этой стадии еще продолжает функционировать, то легко может произойти и самоопыление. Однако чехословацкий ботаник Э. Дауманн (1959) пришел к выводу, что насекомые не посещают регулярно цветки этого растения и фактически оно не является энтомофильным. Наблюдения в природе и характер пыльцы и рыльца говорят о том, что опыление происходит при помощи ветра. На поверхности пыльцевых зерен Э. Дауманном были обнаружены остатки липкого вещества, которые, по его мнению, свидетельствуют о том, что у этого растения имеет место вторичная анемофилия. Что же касается самоопыления, то этот вопрос он оставляет открытым.

Близок к парису, но в некоторых отношениях хорошо от него отличается род *кинугаса* (Kinugasa) с единственным видом *кинугаса японская* (K. japonica), которая встречается в субальпийских хвойных лесах и в верхней полосе буковых лесов северных и центральных районов острова Хонсю на высоте от 1000 до 2100 м над уровнем моря, где растет вместе с такими замечательными растениями, как ранзания японская (Ranzania japonica) и глауцидиум пальчатый (Glaucidium palmatum). В отличие от париса корневище у кинугасы толстое и очень короткое, восходящее, диаметром 1,5—2 см. Стебель высотой от 30 до 80 см несет (6) 7—10 (12) листьев. Листья обычно обратнояйцевидные или продолговатые, на верхушке внезапно суженные, в основании постепенно переходят в короткий черешок. Цветоножка короче листьев, шириной 3—8 см. Чашелистиков 7—10 (12), ланцетно-продолговатых, длиной 2—5 см. В отличие от париса чашелистики кинугасы лепестковидные, белые, с зеленой средней жилкой, позднее красноватые или зеленоватые. Лепестки линейные, на верхушке слегка расширенные, вдвое короче чашелистиков. Пыльники линейные, без надсвязника. Пыльцевые зерна более крупные, чем у париса. Завязь полушаровидная, в верхней части с очень узкими крыльями, 6—9-гнездная, на верхушке усеченная и с углублением, увенчанная желтоватым диском; столбиков 6—9, шиловидных, утолщенных, длиной 3—7 мм, на верхушке крючковидно загнутых, у основания сросшихся в очень короткую колонку. Плод — ягода, которая, в отличие от ягод париса, съедобна, по сообщению профессора Х. Хара, кисло-сладкого вкуса. Семена сходны с семенами париса. Кинугаса цветет в июне — августе и, по всей вероятности, опыляется насекомыми.

Род *даисва* (Daiswa) отличается как от кинугасы, так и особенно от париса прежде всего своими плодами и семенами. В то время как у первых двух родов плод — типичная ягода и при созревании не раскрывается, у даисвы он представляет собой нечто среднее между ягодой и коробочкой. Он мясистый, иногда даже сочный, и красного цвета (например, у высокогорной *даисвы фиолетовой* — D. violacea), и поэтому многие авторы называют его ягодой. Но, с другой стороны, плоды даисвы при созревании раскрываются локулицидно, и ряд авторов считает их коробочкой. Иного типа также семена даисвы. В отличие от сухих семян париса и кинугасы семена даисвы имеют хорошо развитую сочную саркотесту оранжевого или ярко-красного цвета — приспособление к распространению птицами. Завязь даисвы яйцевидная или пирамидальная, на верхушке усеченная, с более или менее ясно выраженным диском на верхушке, по бокам ребристая и часто с узкими низбегающими

крыльями вдоль ребер, а столбики относительно короткие и толстые, шиловидные, свободные или более или менее сросшиеся в обычно короткую колонку, с рыльцевой поверхностью на внутренней стороне. Корневище обычно толстое и короткое. Как по характеру корневища, так и по некоторым особенностям завязи (низбегающие крылья) даисва несколько сходна с кинугасой, но резко отличается от париса. Виды даисвы имеют довольно различный облик и размеры. Размеры колеблются от маленькой, распространенной в Восточных Гималаях и в Юго-Западном Китае высокогорной даисвы фиолетовой до очень высокой, распространенной в Северном Вьетнаме и на острове Хайнань *даисвы хайнаньской* (D. hainanensis), у которой одна только цветоножка длиной до 125—150 см, а само растение нередко превышает в высоту 2 м. Листьев в мутовке от 4 до 22. Они на черешках или реже сидячие, иногда очень крупные, обычно к основанию суженные, но иногда основание более или менее сердцевидное. Чашелистиков от 4—5 до 10, зеленых, сходных с чашелистиками париса. Лепестки такого же типа, как у париса, короче или длиннее чашелистиков, по направлению к верхушке обычно несколько расширенных, нередко желтых, оранжевых или пурпурных. Тычинок от 6 до 24 (у даисвы хайнаньской изредка даже до 36), обычно без надсвязника или с коротким надсвязником (который у даисвы хайнаньской достигает, однако, в длину 4,5 мм, а у *даисвы тибетской* — D. thibetica — даже до 12—16 мм). Число столбиков, а следовательно, и число плодолистиков также очень различно, варьируя от 3 у даисвы фиолетовой до 10 у *даисвы юньнаньской* (D. yunnanensis). Самым распространенным видом является *даисва многолистная* (D. polyphylla), ареал которой почти совпадает с ареалом рода.

О биологии опыления видов даисвы мы знаем очень мало. Известно только, что они строго протогиничны и опыляются насекомыми. Но так как функционирование рыльца продолжается достаточно долго, то время от времени должно происходить также самоопыление. Во всяком случае, как показал японский ботаник Хироши Хара (1969), у даисвы многолистной нет самонесовместимости, и в культуре по крайней мере может происходить самоопыление.

Перейдем теперь к самому большому в семействе роду — триллиуму. Как и остальные три рода, это многолетние корневищные травы. Корневище, как правило, толстое, диаметром обычно от 2 до 5 см или больше, но у *триллиума яйцевидного* (Trillium ovatum) всего лишь от 0,5 до 1,5 см, а у *триллиума крошечного* (T. pusillum) — 0,3—1 см. Оно большей частью короткое, от 2 до 5 см, реже до 8 см и больше.

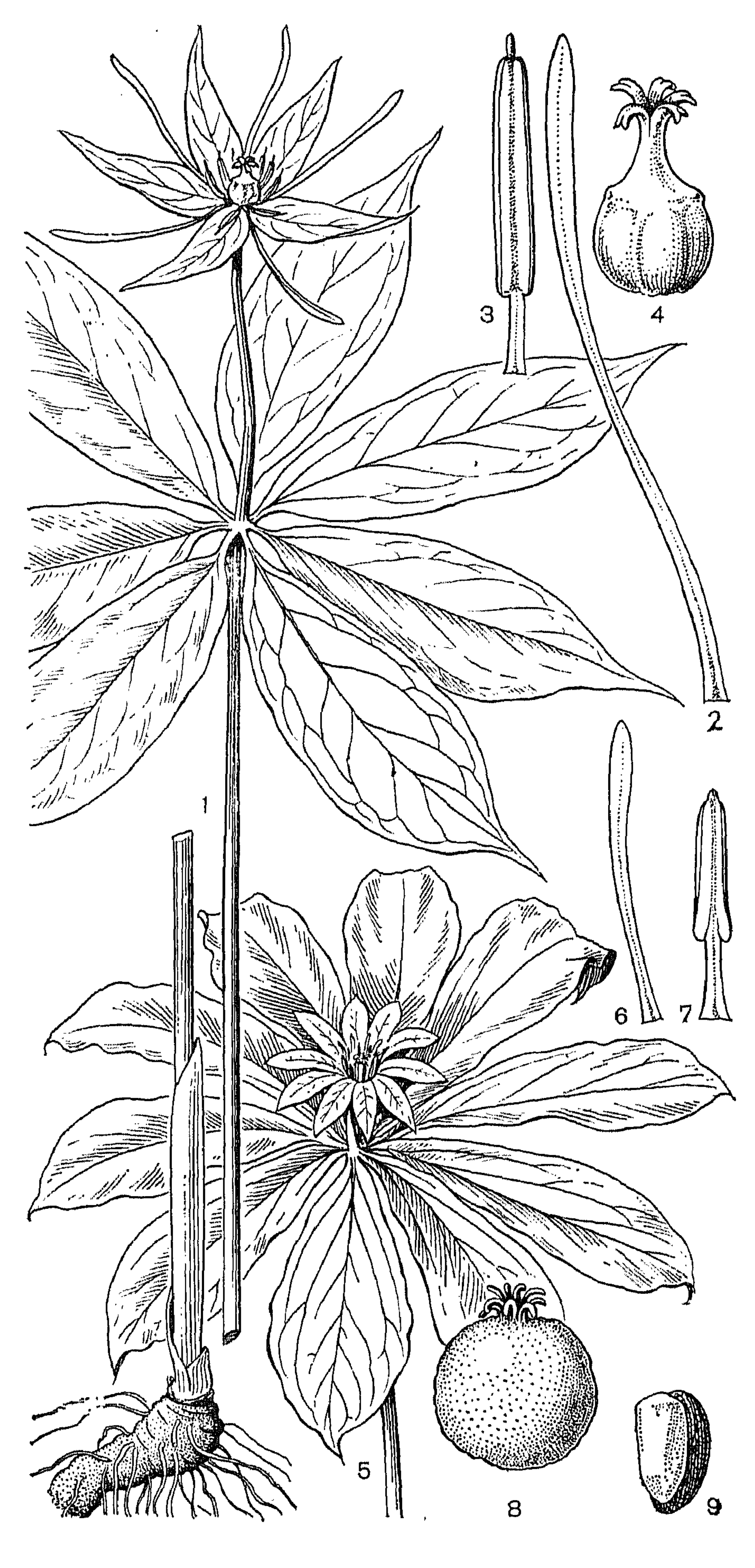


Рис. 120. Триллиевые.

Даисва многолистная (Daiswa polyphylla): *1* — общий вид; *2* — лепесток; *3* — тычинка; *4* — гинецей. Кинугаса японская (Kinugasa japonica): *5* — часть растения с цветком; *6* — лепесток; *7* — тычинка; *8* — плод; *9* — семя с присохшим остатком части пульпы.

Корневище более или менее прямостоячее или реже горизонтальное (например, у *триллиума отогнутого* — T. recurvatum), снабженное многолетними корнями и большой верхушечной почкой. Оно растет очень медленно (годичный прирост всего лишь 1—2 мм) и обычно живет не более 15 лет. Когда корни достигают определенной длины, они укорачиваются и втягивают корневище вниз, углубляя его в почву. Так как контрактильны только молодые корни, втягивание происходит лишь на растущем конце корневища, в результате чего корневище сохраняет прямостоячее положение. Верхушечная почка возобновления имеет много общего с почкой возобновления париса и других родов триллиевых. Она довольно большая, более или менее удлиненная и коническая, в диаметре лишь немного меньше самого корневища и покрыта тонкими бурыми чешуями. Верхушечная почка содержит не только стеблевую почку для следующего вегетационного сезона, а также две или больше стеблевых почек для последующих сезонов. Обычно первая из этих стеблевых почек не развивается дальше. У некоторых видов на корневище возникают боковые отростки, которые со временем отделяются от материнского растения и дают начало новым особям. Ранней весной из верхушечной почки корневища появляется над землей побег обычно с 3 (очень редко в виде исключения 2 или 4—8) листьями, сложенными в виде конуса вокруг бутона. Стебли высотой от 10 до 60 см, но иногда гораздо короче (у *триллиума нивального* — T. nivale — всего от 3 до 15 см), а *триллиум черешчатый* (T. petiolatum) фактически бесстебельный. Удлинение стебля сопровождается раскрыванием цветка и увеличением размеров листьев. Мейоз и развитие женского гаметофита начинается еще до раскрытия цветка.

Цветки триллиума сидячие (как у *триллиума зеленоватолепестного* — T. chloropetalum — и триллиума черешчатого) или чаще на цветоножке длиной от 0,5 до 12 см. Чашелистиков 3, обычно зеленых, при плодах увеличивающихся. Лепестков 3 (редко 4—8), крупнее чашелистиков, от линейно-ланцетных до яйцевидных, белых, желтых, зеленых, розовых или пурпурных. Тычинок 6 в 2 кругах; нити короткие, плоские; пыльники линейные, обычно без надсвязника, редко с коротким надсвязником (*триллиум зеленый* — T. viride). Завязь яйцевидная или шаровидная, одногнездная, но у *триллиума яйцевидного* (T. ovatum) вторично 3-гнездная (в результате срастания постенных плацент в центре полости завязи), более или менее ребристая. Столбики более или менее свободные и с рыльцевой поверхностью на внутренней стороне, редко столбики сросшиеся почти до верхушки.

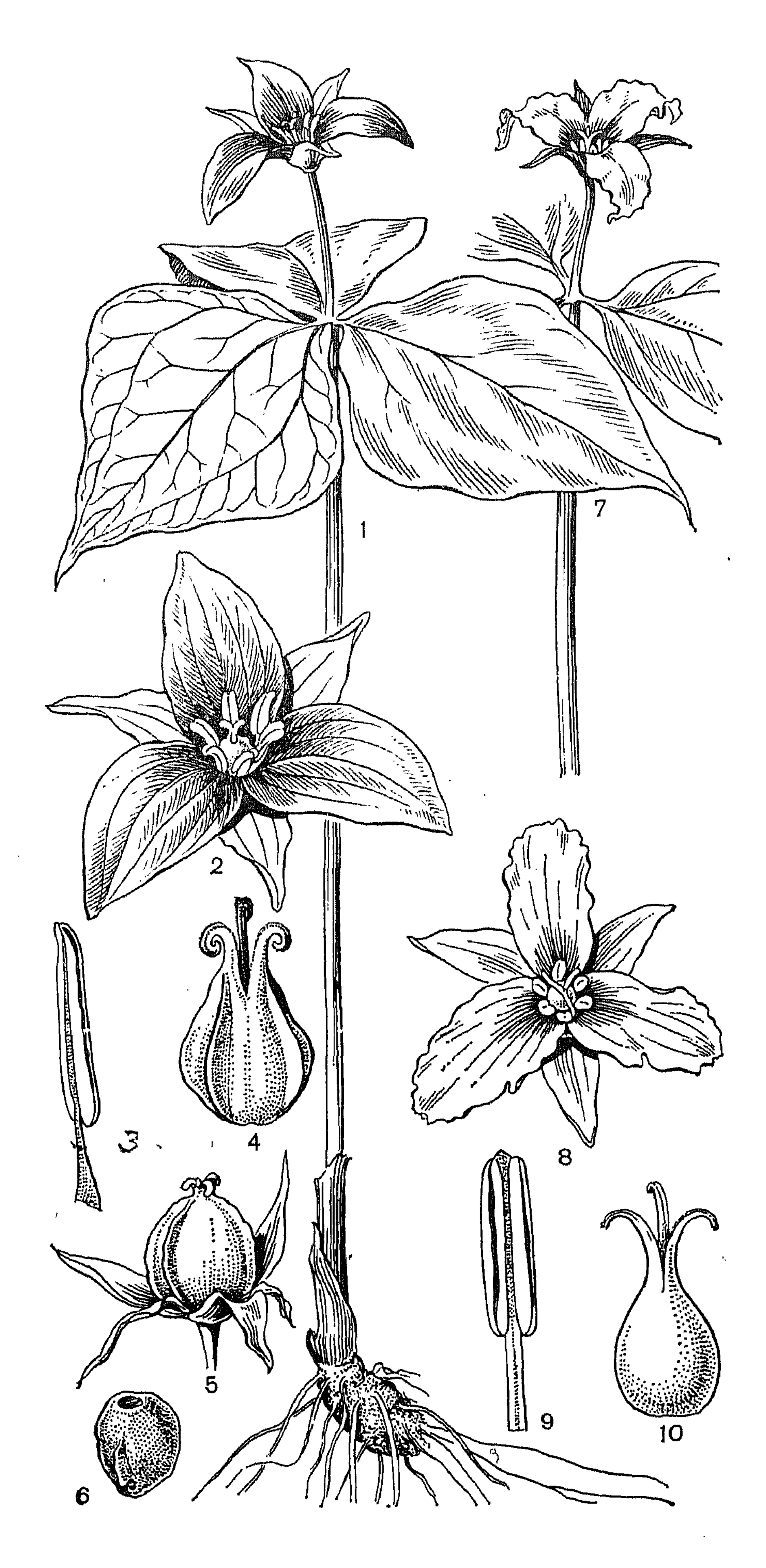


Рис. 121. Триллиевые.

Триллиум прямостоячий (Trillium erectum): *1* — общий вид; *2* — цветок; *3* — тычинка; *4* — гинецей; *5* — плод; *6* — семя. Триллиум волнистый (T. undulatum): *7* — часть растения с цветком; *8* — цветок; *9* — тычинка; *10* — гинецей.

Как и у всех остальных триллиевых, цветки триллиума протогиничны. Они опыляются пчелиными (пчелами и шмелями) или мухами. Цветки, опыляемые пчелиными, имеют нектар (выделяемый септальными нектарниками) и приятный запах, иногда даже запах лимона или розы. Сюда относятся, например, *триллиум сидячий* (T. sessile), *триллиум поникший* (T. cernuum), *триллиум крупноцветковый* (T. grandiflorum), *триллиум желтый* (T. luteum). Цветки, опыляемые мухами, например цветки *триллиума прямостоячего* (T. erectum) или *триллиума клиновидного* (T. cuneatum), лишены нектара и характеризуются неприятным для человека запахом (но привлекательным для мух). Лепестки таких цветков темно- или коричнево-пурпурные, т. е. цвета гниющего мяса. У некоторых видов триллиума, например у триллиума крупноцветкового, наряду с перекрестным опылением наблюдается запасное самоопыление. У некоторых видов, как триллиум зеленоватолепестный и *триллиум отогнутый* (T. recurvatum), перекрестное опыление заменилось самоопылением. В результате перехода к самоопылению у некоторых видов триллиума, например у *триллиума Смолла* (T. smallii), встречающегося в Японии, на Курильских островах и на острове Сахалин, лепестки обычно отсутствуют. Отсутствуют лепестки, как мы видели, и у некоторых видов париса и дaисвы.

Плоды триллиума двух типов — раскрывающиеся, коробочковидные, как у триллиума яйцевидного, триллиума зеленоватолепестного и большинства остальных видов, и нераскрывающиеся, сочные, ягодовидные или даже настоящие ягоды, как у триллиума Смолла, *триллиума камчатского* (T. camschatense), *триллиума волнистого* (T. undulatum), триллиума крупноцветкового или триллиума прямостоячего. Коробочковидные плоды варьируют от шаровидных до яйцевидных. У триллиума яйцевидного вдоль плода тянется 6 ясно выраженных ребер или килей, но у большинства других видов с коробочковидными плодами они едва выражены или отсутствуют. Вполне зрелые коробочковидные плоды приобретают желтый или реже белый цвет, а мезокарпий у них становится губчатым или мучнистым. Семена внутри таких плодов имеют клейкую поверхность и как бы склеены в одну общую массу. Эти коробочковидные плоды не являются еще настоящими коробочками, так как не имеют специальных приспособлений для раскрывания и при созревании открываются просто в результате чисто механического давления на околоплодник, производимого увеличившимися в размерах семенами, а также в результате постепенного разрушения ткани самого околоплодника. При этом местами наименьшего сопротивления оказываются основания плодов и линии вдоль швов, т. е. краев плодолистиков. Так, плоды триллиума зеленоватолепестного раскрываются вдоль основания и одного из швов, в то время как плоды триллиума яйцевидного раскрываются самыми разными способами, в том числе иногда септицидно, но только в самой верхней части плода. В отличие от настоящих коробочек раскрывание плодов происходит скорее неправильно. Как только плоды раскрываются в достаточной для этого степени, семена падают на землю. Обычно семена падают все вместе, но иногда отдельными группами, каждая из которых соответствует семенам, прикрепленным к одной плаценте. В отличие от плодов первого типа плоды второго типа мясистые, нераскрывающиеся и красного цвета. Они также ребристые или килеватые в разной степени. От плодов первого типа они отличаются главным образом наличием мякоти (пульпы), которая образуется из ткани плацент и в меньшей степени из мезокарпия. Плаценты при созревании становятся очень большими, желтеют и очень сочные. Их кисловатый сок содержит сахар и масла, причем последние приурочены только к определенным клеткам. Пульпа и плод в целом издают слабый запах, похожий на запах земляники.

В отличие от остальных трех родов триллиевых семена рода триллиум характеризуются наличием мясистого придатка, который образуется сначала как небольшое утолщение в верхней части шва рядом с короткой семяножкой. В морфологии семян такие придатки называют строфиолой. Придатки эти белого цвета, а поверхность самого семени светло-коричневая с темным пятном на микропилярном конце. По исследованиям Р. Берга (1958), придатки семени, представляющие собой настоящие элайосомы, привлекают муравьев, растаскивающих семена. При этом не вполне ясно, имеет ли место у видов триллиума с плодами типа ягоды наряду с мирмекохорией также эндозоохория. Прямые наблюдения, к сожалению, отсутствуют, но, по мнению Р. Берга, это мало вероятно. Против возможности эндозоохории Берг выдвигает лишь один довод — загибание вниз цветоножки некоторых видов триллиума с плодами типа ягод, что явно уменьшает экспозицию плодов для пролетающих мимо птиц. Но полностью отрицать эндозоохорию все же нельзя, вполне возможно, что триллиумы диплохорны, т. е. распространяются двумя способами. Однако, как отмечает Берг, плоды типа ягод у мирмекохорных видов триллиума представляют собой загадку. Ведь муравьев привлекают только семена, а не плоды. Для чего же тогда мясистость плодов? По мнению

Берга, первоначально плоды триллиума были ягодами и распространялись птицами. Однако сомнительно, чтобы раскрывающиеся коробочкообразные плоды триллиума возникли из ягоды. Скорее могло быть обратное. Легко представить себе происхождение ягод из раскрывающихся плодов с сохранением мирмекохории как запасного способа распространения. Ведь большинство лесных птиц, принимающих активное участие в распространении эндозоохорных плодов, обитает в верхних древесных ярусах леса, в то время как триллиумы — это растения травяного полога, где всюду снуют муравьи.

Среди триллиевых целый ряд очень декоративных растений. Это прежде всего виды рода триллиум, особенно триллиум крупноцветковый. Очень декоративны также кунигаса японская и некоторые виды даисвы. Однако лишь немногие из триллиевых вошли в культуру. Некоторый интерес представляют триллиевые и как лекарственные растения. В этом отношении наиболее известен парис обыкновенный, в плодах и корневищах которого содержатся сапонин (паристифин), гликозид паритин, а в корневищах — также алкалоиды. Ягоды и корневища очень ядовиты.

СЕМЕЙСТВО СМИЛАКСОВЫЕ (SMILACACEAE)

Семейство объединяет 3 рода и 200—300 видов, распространенных очень широко по всему земному шару в тропических, субтропических и отчасти умеренных областях. Самый большой род *смилакс* (Smilax) содержит более 200 (по мнению некоторых авторов до 300) видов, произрастающих в обоих полушариях. Основное видовое богатство его сосредоточено в Юго-Восточной Азии, к северу виды смилакса распространены до Китая, Японии и Дальнего Востока СССР, где в Приморском крае растет *смилакс прибрежный* (S. riparia). Встречаются смилаксы и на островах Тихого океана. Из 11 видов, произрастающих на Филиппинских островах, 8 являются эндемичными. К западу ареал рода простирается до стран Ближнего Востока и Средиземноморья. Наиболее широкое распространение, от Юго-Восточной Азии до берегов Средиземного моря, имеет *смилакс шероховатый* (S. aspera) — один из трех видов, встречающихся в Европе. Средиземноморско-западноазиатский вид *смилакс высокий* (S. excelsa) растет на Кавказе в пойменных лесах из ольхи бородатой и бука восточного. Два вида смилакса встречаются в Южной и Юго-Западной Африке. В западном полушарии большое разнообразие видов смилакса представлено в Южной и Центральной Америке и в США, где в южных и восточных штатах произрастает более 20 видов. Второй род — *гетеросмилакс* (Heterosmilax, рис. 123) — объединяет около 5 видов, распространенных в Восточной Индии, Таиланде, на полуострове Малакка, в Китае, Японии и на островах Тихого океана. Третий, наиболее примитивный род — *рипогонум* (Rhipogonum) — состоит из 7 видов, произрастающих в Северной и Восточной Австралии, на Новой Гвинее и в Новой Зеландии.

Смилаксовые, как правило, корневищные вьющиеся или лазающие кустарники с древеснеющими стеблями, у большинства покрытыми колючками, часто с крючками. Встречаются в семействе и травянистые формы, как, например, эндемик тропических вечнозеленых лесов Таиланда *смилакс незабудкоцветковый* (Smilax myosotiflora). Немногие виды смилакса имеют прямостоячие стебли, среди них восточноазиатский вид *смилакс круглолистный* (S. cyclophylla), неветвящийся стебель которого достигает в высоту лишь 10—22 см. Характерные для семейства лианы имеют тонкие, диаметром 1,5—5 мм, упругие и прочные стебли длиной около 3—5 м. Отдельные виды, как, например, широко распространенный в Индии *смилакс овальнолистный* (S. ovalifolia), развивают стебли длиной до 10 м, а смилакс высокий — до 15 м.

Смилаксовые растут в лесах, преимущественно по опушкам. Их тонкие колючие стебли обвивают деревья, перебрасываются с одного дерева на другое, в результате чего создаются трудно проходимые заросли. Широко распространенный в Мексике и Центральной Америке *смилакс густой* (S. spissa) образует колючие непроходимые заросли по побережьям, поднимаясь на высоту лишь до 300 м, но наиболее характерны смилаксовые для горных лесов. В Юго-Восточной Азии они встречаются в листопадных муссонных лесах. Таким примером является таиландский вид *смилакс многоколючковый* (S. polyacantha), растущий в диптерокарповых, дубово-диптерокарповых лесах и лесах из тектоны на высоте 500—800 м. В Мексике большинство видов встречается по крутым склонам известковых гор в дубовых и дубово-сосновых лесах на высоте от 1800 до 2600 м над уровнем моря. Максимальной высоты (до 2900 м) достигает *смилакс жесткий* (S. rigida) в горах Непала. Смилаксовые, как правило, нетребовательны к почве. В Китае виды смилакса произрастают в смешанных жестколистных лесах, зарослях бамбука на бедных песчаных и гранитных субстратах. Виды рипогонума в Австралии растут иногда в колючих зарослях кустарников — скрэбах, к таким видам относится *рипогонум Илси* (Rhipogonum elsey), встречающийся на юге Квинсленда. Единст-

венный новозеландский вид *рипогонум лазающий* (R. scandens) является неотъемлемым элементом подокарповых лесов (рис. 123).

Листья смилаксовых очередные, более или менее кожистые, по форме от округлых и яйцевидных до продолговатых, удлиненных и стреловидных. У рипогонума они располагаются супротивно. Нижние листья недоразвиты и имеют вид чешуй. Пластинка листа покрыта густой сетью жилок, среди которых выделяются от 3 до 7 главных жилок. Для листьев смилаксовых характерно хорошо развитое влагалищное основание. У индийского *смилакса прямокрылого* (Smilax orthoptera) оно разрастается по краям в своеобразные крылья (рис. 122, *6*). Влагалище заканчивается парой усиков, которые отсутствуют у рипогонума. Смилаксы большей частью листопадные растения. У одних видов лист сочленен с черешком в его средней части и опадает вместе с частью черешка; у других листовая пластинка сочленена с черешком в его верхней части и опадает отдельно от черешка. У смилаксовых в листьях, стеблях и корнях имеются сосуды с лестничной перфорацией.

Цветки смилаксовых обычно однополые и двудомные и лишь у рипогонума обоеполые, собраны в сложное пазушное кистевидное или колосовидное соцветие, состоящее из парциальных соцветий зонтиков. У многих видов, например у *смилакса перевернутого* (S. inversa, рис. 123), число зонтиков сокращается до одного-двух. Сегментов околоцветника 6; они свободные у смилакса и рипогонума и сросшиеся у гетеросмилакса. Сегменты внутреннего круга более узкие. Тычинок в мужских цветках 6, а у гетеросмилакса от 3 до 12. Тычиночные нити большей частью свободные и длинные, у *смилакса голого* (S. glabra) и рипогонума очень короткие, сильно утолщенные, а у гетеросмилакса они срастаются в колонку. Пыльники продолговатые, эллиптические или шаровидные, большей частью одногнездные, интрорзные. Пыльцевые зерна 1-бороздные, иногда с трехлучевой бороздой или безапертурные, с очень мелкими шипиками. Гинецей синкарпный, из 3 плодолистиков. Столбик короткий с тремя удлиненными лопастями или очень толстыми, почти приросшими (у рипогонума). Завязь верхняя, 3-гнездная, в каждом гнезде от 1 до 2 анатропных или гемианатропных висячих семязачатков.

Мелкие и невзрачные, большей частью зеленоватые или белые цветки смилаксовых имеют сильный запах. У некоторых видов он неприятен и напоминает запах падали или гниющих фруктов. Такие цветки опыляются мухами. Приятно пахнущие цветки посещают пчелы и жуки. По П. Кнуту (1904), *смилакс травяни-*

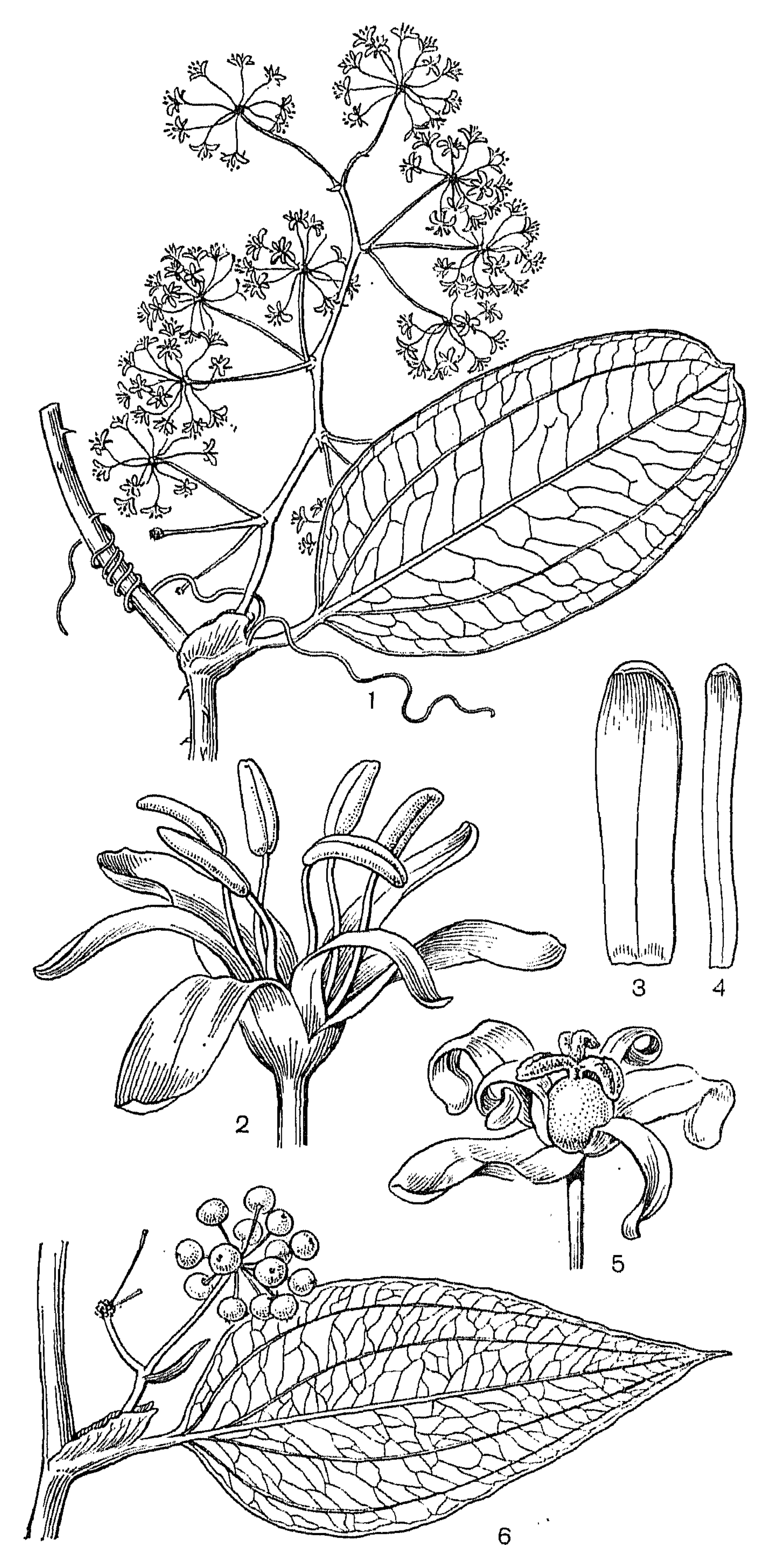


Рис. 122. Смилаксовые.

Смилакс сиамский (Smilax siamensis): *1* — часть ветки с листом и соцветием мужских цветков; *2* — мужской цветок; *3* — наружный сегмент околоцветника; *4* — внутренний сегмент околоцветника; *5* — женский цветок. Смилакс прямокрылый (S. orthoptera): *6* — часть ветки с листом и плодами.

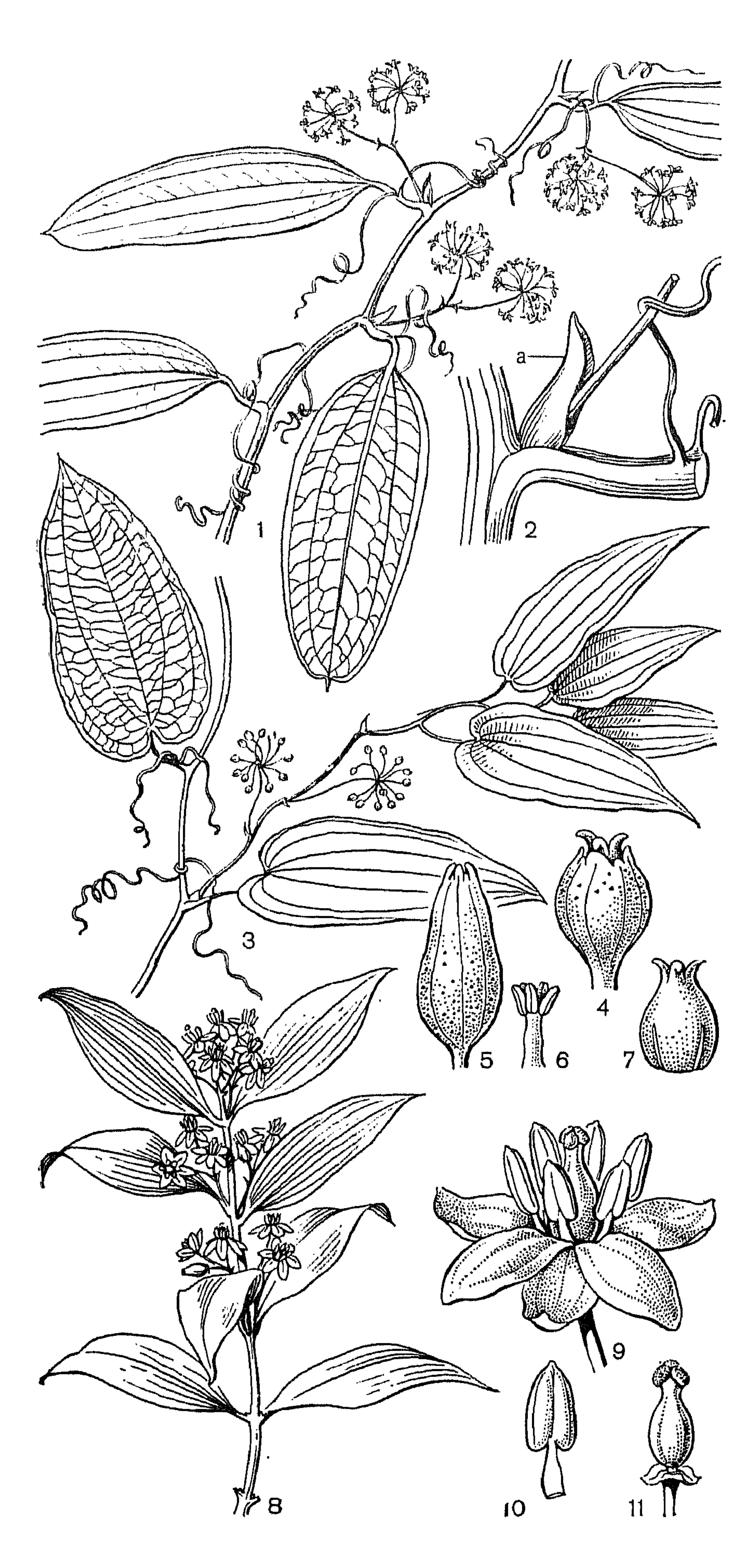


Рис. 123. Смилаксовые.

Смилакс перевернутый (Smilax inversa): *1* — часть ветки с соцветием мужских цветков; *2* — профилл и основание соцветия в пазухе листа (*а* — профилл). Гетеросмилакс многотычинковый (Heterosmilax polyandra): *3* — часть ветки с соцветием женских цветков; *4* — женский цветок; *5* — мужской цветок; *6* — тычинки; *7* — гинецей (видны два стаминодия). Рипогонум лазающий (Rhipogonum scandens): *8* — часть ветки; *9* — цветок; *10* — тычинка; *11* — гинецей.

стый (S. herbacea) опыляется настоящими складчатокрылыми осами, наездниками, жуками, а *смилакс безусиковый* (S. ecirrhata) также борборидами (Borboridae) и мухами-журчалками (Syrphydae). Насекомых привлекает в цветках как пыльца, так и нектар. Нектарники находятся в мужских цветках в основании тычиночных нитей, а в женских — в основании завязи. По данным Ф. Дельпино (1903), биологическое значение имеют также экстрафлоральные желёзки, находящиеся на кончике самых молодых листьев.

Плоды смилаксовых — сочные ягоды красного, черного или голубовато-сизого цвета с 1—6 семенами. Семена с твердым эндоспермом и маленьким зародышем. Распространение их осуществляют птицы. Г. Ридли (1930) указывает, что плоды *смилакса округлолистного* (S. rotundifolia) поедает американская ворона (Corvus brachyrhyncos), а плоды новозеландского рипогонума лазающего — ворона глаукопис (Glaucopis wilsoni). Американский странствующий дрозд использует в пищу плоды североамериканского вида *смилакса сизого* (S. glauca). Распространяют семена также дятлы. Сумчатые животные поссумы используют в пищу плоды рипогонума.

Семейство смилаксовых делится на два подсемейства: *рипогоновые* (Rhipogonoideae) с единственным родом рипогонум и *смилаксовые* (Smilacoideae) с родами смилакс и гетеросмилакс.

Некоторые виды смилакса с древних времен использовались в медицине. Утолщенные корни и корневища этих растений получили название «сарсапариль». Любопытно, что в русском языке это название имеет до десятка различных орфографических вариантов: сарсапарель, сассапарель, сассапариль и др. Все они восходят к испанскому zarzaparilla — сарсапарилья, составленному из двух слов: zarza — ежевика или вообще колючий кустарник и parilla (уменьшительное от parra) — вьющаяся лоза. Корни сарсапариля содержат крахмал, кристаллы оксалата кальция.

Основное действующее вещество — это сапонины стероидного характера: париллин, сарсапонин. Видами, дающими сарсапариль, являются смилакс, или *сарсапариль медицинский* (S. medica), родом из Мексики и *сарсапариль полезный* (S. utilis), известный также под названием «гондурасский» или «ямайский» сарсапариль. В китайской фармакопее широко используют *сарсапариль китайский* (S. china).

СЕМЕЙСТВО ДИОСКОРЕЙНЫЕ (DIOSCOREACEAE)

К семейству диоскорейных относится 6 родов и более 700 видов, подавляющее большинство которых (вероятно, около 650) составляют род

пантропического распространения *диоскорею* (Dioscorea). Из других родов диоскорейных только американский род *рейания* (Rajania) представлен относительно большим числом (25) видов; остальные, распространенные в восточном полушарии, олиготипны или монотипны. Род *тамус* (Tamus) включает 4 вида, *стеномерис* (Stenomeris) — 2, *аветра* (Avetra) и *трихопус* (Trichopus) представлены каждый одним видом. Эти роды характеризуются весьма ограниченными ареалами, в отличие от ареала рода диоскорея, границы которого почти везде совпадают с пределами распространения семейства в целом. На широчайшей площади ареала диоскореи, в какой-то степени захватывающего все пять материков, ареалы остальных родов представляют небольшие островки, занимающие (все вместе взятые) гораздо меньшую площадь, чем ареал одной лишь *диоскореи клубненосной* (Dioscorea bulbifera, рис. 128).

Диоскорейные — многолетние травянистые и кустарниковые растения весьма своеобразного габитуса. В подавляющем большинстве случаев это вьющиеся растения с подземным запасающим клубнем. Поражает кажущееся несоответствие между большой массой этого хранилища запасных веществ и всего одним тонким и недолговечным, чаще всего однолетним вьющимся побегом, как правило не успевающим за один сезон существования подняться по своей опоре на большую высоту. Листья диоскорейных очередные, реже супротивные, достигающие иногда больших размеров, характеризуются пальчатым жилкованием с анастомозами между жилками 1-го порядка, чем создается сетчатость, как известно характерная главным образом для двудольных. Цветки большей частью мелкие, собранные в соцветия разных типов, двудомные, реже обоеполые, актиноморфные, 3-членные. Околоцветник из 6 сегментов, расположенных в 2 круга, большей частью сросшихся в короткую трубку. Тычинок 6, также расположенных в 2 круга, причем 3 внутренние иногда превращаются в стаминодии или вообще не развиваются. Нити тычинок прикреплены к трубке околоцветника; пыльники интрорзные или реже экстрорзные, у стеномериса и аверы с длинным надсвязником; пыльцевые зерна большей частью однобороздные. Гинецей синкарпный, с 3-гнездной нижней завязью и свободными или более или менее сросшимися столбиками. В каждом гнезде завязи развивается по 2, реже по 3—4 и совсем редко по многу анатропных семязачатков. Плод диоскорейных обычно коробочка, иногда нераскрывающаяся крылатка (рейания), редко ягода (тамус). У многих видов семейства крылатые семена. Маленький зародыш заключен в роговидный эндосперм.

Семейство диоскорейных состоит из 2 подсемейств: *диоскорейные* (Dioscoreoideae) и *трихоподовые* (Trichopodoideae), последние с единственным представителем *трихопусом цейлонским* (Trichopus zeylanicum). Подсемейство собственно диоскорейных включает две трибы — *стеномерисовых* (Stenomerideae) и *диоскорейных* (Dioscoreae).

К трибе стеномерисовых принадлежат 2 маленьких рода — стеномерис, представленный 2 близкими видами, и монотипный род аветра. Для этой трибы характерны относительно крупные и обоеполые цветки. Оба вида стеномериса распространены в Малезии: *стеномерис диоскореелистный* (Stenomeris dioscoreifolia, рис. 124) — на Филиппинских островах, а *стеномерис борнейский* (S. borneensis), кроме Филиппин (Минданао), также на островах Калимантан и Суматра и в южной части полуострова Малакка. Это обитатели в основном низинных, реже низкогорных тропических дождевых лесов, растения тепло- и влаголюбивые.

От короткого горизонтального корневища стеномерисов отрастает длинный побег с гибким, прочным стеблем, несущим очередные листья. Побеги обвивают опору влево. Сползанию же этих гладких стеблей по опоре, очевидно, препятствуют сильно развитые, иногда удлиненные подушечки в основании листовых черешков. Сами листья крупные (длиной до 25, шириной до 19 см), сердцевидные, с длинно заостренным кончиком и с жилкованием как у диоскорей (рис. 124). Цветки стеномерисов, расположенные в пазушных цимоидного типа метельчатых соцветиях, висячие, хорошо приспособлены к перекрестному опылению насекомыми. Их цветоложе разрастается в кувшинчатую околоцветниковидную камеру-урночку, заключающую в себе репродуктивные части цветка. Основанием для этой урночки служит 3-гнездная нижняя завязь с многочисленными семязачатками; короткий столбик в глубине цветка заканчивается 3 двураздельными рыльцами. По краям зеленой урночки расположены 6 ярко окрашенных (желтых у стеномериса диоскореелистного и красных у второго вида) сегментов околоцветника, образующих при распускании цветка довольно крупную (диаметром до 3,5 см) розетку, обращенную вниз. Очень своеобразно строение и расположение 6 тычинок. Уплощенные тычиночные нити, прикрепленные близ узкого зева околоцветника, направлены не из цветка, а в глубь цветка — внутрь урночки, что определяет расположение интрорзно раскрывающихся пыльников у ее внутренних стенок. Наконец, надсвязники пыльников заходят в глубь урночки до самых рылец и, срастаясь между собой и со столбиком, образуют удобную посадочную площадку для

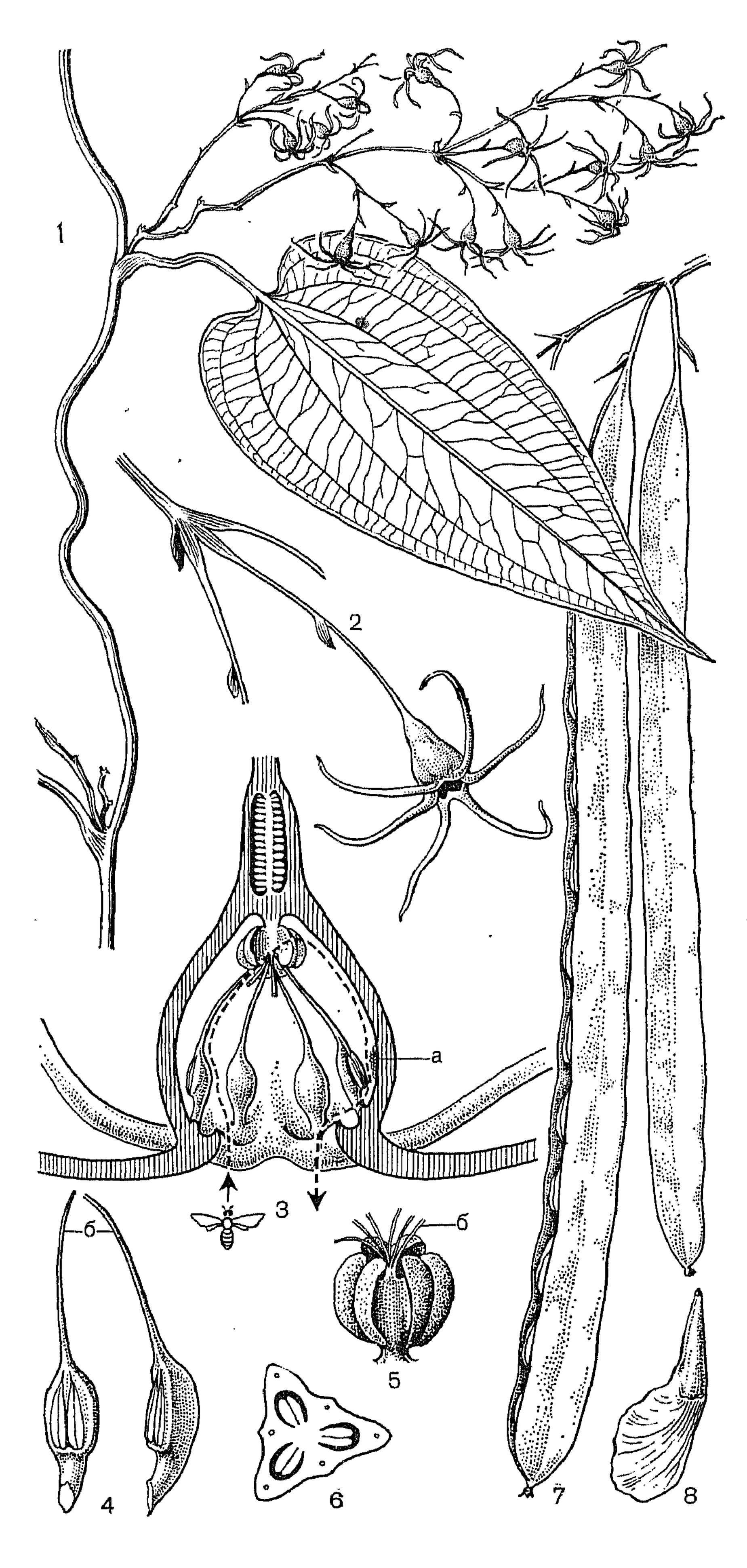


Рис. 124. Стеномерис диоскореелистный (Stenomeris dioscoreifolia):

1 — ветвь с соцветием; *2* — часть ветви с цветком; *3* — цветок в разрезе (*а* — пыльца, выпавшая из пыльника на внутреннюю стенку урночки; *прерывистая линия* — путь насекомого опылителя в цветке); *4* — тычинки (*б* — надсвязники); *5* — столбик с рыльцами (*б* — обрывки приросших к столбику надсвязников); *6* — завязь в поперечном разрезе; *7* — плоды; *8* — семя.

насекомого (рис. 124, *3*), нагруженного пыльцой с другого растения. Осуществив опыление, насекомое спускается по внутренней стенке урночки и захватывает при этом пыльцу из пыльников. После опыления и оплодотворения гинецей сильно разрастается, образуя длинную (до 30 см и более), темно-бурую и блестящую коробочку, вскрывающуюся створками вдоль всей своей длины и освобождающую многочисленные (до 100) крылатые семена, распространяемые токами воздуха.

Аветра вечнозеленая (Avetra sempervirens) является эндемиком восточного побережья Мадагаскара, где она довольно обычна в прибрежных лесах, в частности встречается и в окрестностях города Антананариву. У аветры (рис. 125), как и у стеномерисов, запасающим органом является корневище, листья на тонком упругом стебле очередные, довольно крупные, но побеги обвивают опору не влево, а вправо. Отличается аветра и по строению и расположению цветков, а также по характеру плодов. Цветки аветры довольно крупные, длиной до 3 см, чисто-белые. Они повисают на длинных тонких цветоножках на фертильных побегах и расположены поодиночке или в коротких кистях (по 2 и до 10), имеющих в основании мелкие скученные прицветники. Приспособление аветры к перекрестному опылению сходно с тем, что уже описано у стеномерисов. Многочисленные посетители ее цветков из мелких насекомых, проникая в суженный зев околоцветника, проползают в находящейся глубже зева маленькой «опылительной камере» сперва над рыльцем, а затем, перед тем как покинуть цветок, под пыльниками. В результате пыльца из одного цветка обязательно переносится на рыльце другого, возможно, и цветка другой особи аветры.

Цветение аветры приурочено к концу относительно сухого периода, а односемянные невскрывающиеся плоды-крылатки созревают уже в дождливый сезон. В насыщенном влагой воздухе семя в ряде случаев начинает прорастать в плоде, еще висящем на ветви, или в ветреную, штормовую погоду плоды отрываются от ветви, относятся ветром и прорастают после сгнивания перикарпия уже на почве.

Триба диоскорейных охватывает подавляющее большинство видов семейства. За небольшим исключением это вьющиеся растения с клубнями, в то же время растения двудомные, с мелкими однополыми цветками. Впрочем, у некоторых видов женские цветки содержат недоразвитые тычинки, а мужские — рудиментарный гинецей. У тычинок в этой трибе отсутствуют надсвязники, столь характерные для трихоподовых.

Центральное место в трибе диоскорейных, как и во всем семействе, занимает род диоскорея, многочисленные виды которого распространены во всех тропических областях мира, исключая лишь некоторые обширные крайне засушливые территории Африки (Сахара) и Евразии (Аравийский полуостров). Меньшим числом видов представлены диоскореи в субтропиках и, наконец, единичными видами в тепло-умеренных областях (Восточная Азия, Кавказ, Балканы, Северная Америка). На каждом материке свои виды; единственным исключением, как уже отмечалось, является диоскорея клубненосная, встречающаяся на обширных пространствах и в Африке, и в тропической Азии.

Н. И. Вавилов (1935), а вслед за ним английский ботаник Г. Беркилл (1960) центром происхождения рода диоскорея считали Восточную Азию. Именно здесь сосредоточены представители наиболее древней секции *стенофора* (Stenophora), для которой характерно образование в качестве запасающего органа корневища. Именно отсюда в отдаленные времена их предки мигрировали на запад до Европы и оставили на этом пути, как следы переселения, ареалы таких современных внетропических видов, как *диоскорея японская* (Dioscorea nipponica, рис. 126), *диоскорея кавказская* (D. caucasica) и *диоскорея балканская* (D. balcanica). Позднее и другим путем (через Берингию) виды секции мигрировали на северо-восток — в Северную Америку, где поныне сохранился также корневищный вид *диоскорея мохнатая* (D. villosa), распространенная от Мексики и Флориды до Канады. Но бо́льшая часть видов этой древней секции и ныне сосредоточена в Японии и Китае, а некоторые заходят в горы тропиков Южной и Юго-Восточной Азии, примером чего является индийская *диоскорея дельтовидная* (D. deltoidea), распространенная в Северо-Западных Гималаях, в высокогорных лесах на высоте от 1500 до 3000 м. Диоскорея балканская и диоскорея кавказская, древние реликтовые виды, имеют в настоящее время очень небольшие ареалы. Диоскорея балканская встречается только в пограничных районах севера Албании и юго-запада Югославии, а диоскорея кавказская (рис. 126) — эндемик Западного Закавказья. Это — травянистая лиана преимущественно ксерофитных лиственных (дубовых, дубово-грабовых) лесов и кустарниковых зарослей, образовавшихся после вырубки дубовых лесов. Этот вид распространен от уровня моря до высоты 1600 м.

Диоскорея японская (рис. 126) является эндемиком Восточно-Азиатской области. В пределах СССР этот вид распространен в Приморском крае, на юге Хабаровского края и на юго-во-



Рис. 125. Аветра вечнозеленая (Avetra sempervirens):

1 — ветвь с цветками; *2* — цветок (околоцветник удален); *3*—*4* — тычинки с надсвязниками; *5* — столбик с рыльцами; *6* — плод; *7* — семя (с глубокоруминированным эндоспермом) на длинной семяножке.

стоке Амурской области; диоскорея японская приурочена к осветленным вторичным растительным сообществам — низкорослым зарослям из дуба монгольского и кустарниковым зарослям, развившимся после пожаров и вырубки коренных лесов. Встречается она, по реже, и в долинных широколиственных лесах, а также в горных кедрово-широколиственных лесах, но не поднимается в горы выше 500 м.

Для видов диоскорей других секций характерно развитие подземного, иногда частично или почти полностью надземного запасающего клубня. В подавляющем большинстве случаев это вьющиеся растения, обвивающие свою опору то левосторонне, то правосторонне. Особенность эта весьма стабильна: то или другое направление обвивания опоры постоянно не только для каждого вида, но и для каждой секции рода. Вьющиеся надземные побеги диоскорей обычно не поднимаются на большую высоту, как у других лиан тропического леса. Основная причина в том, что эти облиственные побеги недолговечны. У большинства видов они отмирают к концу первого же вегетационного периода, т. е. существуют от 6 до 12 месяцев. В начале нового сезона вегетации из почки на клубне развивается новый вьющийся побег. Эта особенность развития многих тропических диоскорей, вероятно, обусловлена приспособленностью к условиям относительно высокой освещенности. Очень многие из них растут в более или менее нарушенных лесах и в осветленных участках девственного тропического леса, в частности в «окнах», образующихся при падении лесных гигантов, сокрушающих при этом и более низкие деревья. Хотя тропические диоскореи и поднимаются в горы почти до 3000 м (как в провинции Юньнань Китая и в Гималаях), они значительно более разнообразны и обильны в низменных, в частности в прибрежных, лесах на больших островах и островках. У ряда видов — обитателей тропических дождевых лесов развиваются весьма длинные вьющиеся побеги со стеблями деревенеющими и колючими в основании, побеги, взбирающиеся до верхнего полога леса. Так, у африканской *диоскореи Манжено* (D. mangenotiana) измеренный побег оказался длиной более 40 м. Но даже у этой диоскореи толщина стебля не превышала 4 см, типичным же у видов рода является стебель в поперечнике всего около 1 см.

В составе рода имеются и низкорослые, карликовые виды диоскорей с короткими надземными побегами, прямостоячими и не нуждающимися в опоре, или с побегами, стелющимися по земле. Как считает Г. Беркилл (1960), предками этих видов должны быть типичные диоскореи с вьющимися побегами, но в ходе

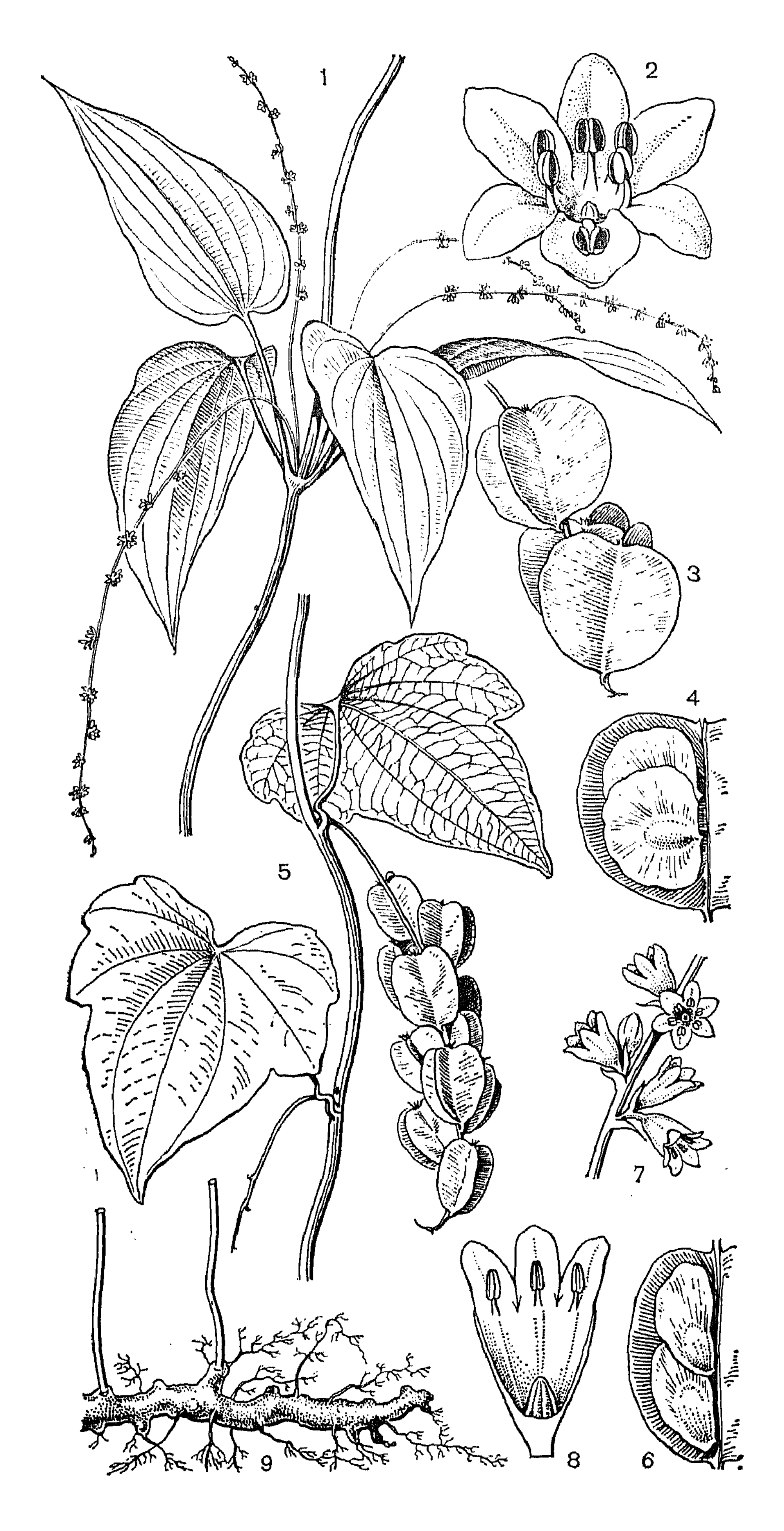


Рис. 126. Диоскореи.

Диоскорея кавказская (Dioscorea caucasica): *1* — ветвь мужского растения; *2* — мужской цветок; *3* — плоды; *4* — часть коробочки с удаленной створкой (видны крылатые семена). Диоскорея японская (D. nipponica): *5* — ветвь женского растения с плодами; *6* — часть коробочки с удаленной створкой (видны крылатые семена); *7* — часть соцветия мужского растения; *8* — мужской цветок; *9* — корневище. В мужских цветках обоих видов (*2* и *8*) виден недоразвитый гинецей.

эволюции они приспособились к жизни в открытых растительных сообществах, особенно в скальных местообитаниях и в травянистых саваннах под влиянием яркого света, угнетающего рост, вызывающего сокращение длины междоузлий и подавляющего тем самым способность побега виться. Особенно интересна в этом отношении мадагаскарская *диоскорея шестигранная* (D. hexagona). Она обитает как в саваннах, так и в сухих лесах западных склонов гор и, соответственно, представлена здесь двумя формами роста. В лесу и в зарослях кустарников среди саванны стебель ее ветвистый и в верхней части вьющийся, с довольно широкими эллиптическими листьями, в то время как на открытых местах, в низкотравной саванне, стебель прямостоячий, высотой не более 40 см и с узкими ланцетными листьями на очень коротких (длиной 1—2 мм) черешках. Два вида, весьма сходных с этой, как правило, невьющейся мадагаскарской диоскореей, распространены в аналогичных условиях в кампосах Бразилии. Скальные карликовые диоскореи характерны и для Анд, распространяясь на север до Мексики. Наконец, два вида из этой своеобразной группы произрастают в Южной Европе, в Испанских (Восточных и Центральных) Пиренеях на известковых скалах, в расщелинах, на оползнях и каменистых осыпях. *Диоскорея пиренейская* (D. pyrenaica) — низкорослое травянистое растение высотой всего 5—10 см. Двудомное, как все диоскореи, она характеризуется четко выраженным половым диморфизмом: мужские растения более крупные, а женские — настоящие карлики. У тех и других в почве развивается слегка продолговатый маленький клубень, увенчанный у основания стебля скоплением чешуевидных листочков (рис. 127). От верхушки одиночного, короткого и прямого стебля отходят от 3 до 5 тонких восходящих веточек с маленькими сердцевидными листьями, из пазух которых развиваются или мужские соцветия в виде простой кисти, или же женские малоцветковые (с 1—3 цветками) простые колосья. Этот и близкий к нему также пиренейский вид настолько отличаются от обычных, широкоизвестных вьющихся диоскорей, что до сих пор некоторые ботаники относят их к особому роду *бордерея* (Borderea). Но с этим трудно согласиться, в частности и потому, что на противоположном конце земного шара, в южноамериканских Андах и Мексике в сходных условиях произрастают габитуально такие же карлики, но, несомненно, относящиеся к другим секциям рода диоскорея.

Внутреннее строение стебля у вьющихся диоскорей и в целом у вьющихся диоскорейных, как это отмечено недавно анатомом из

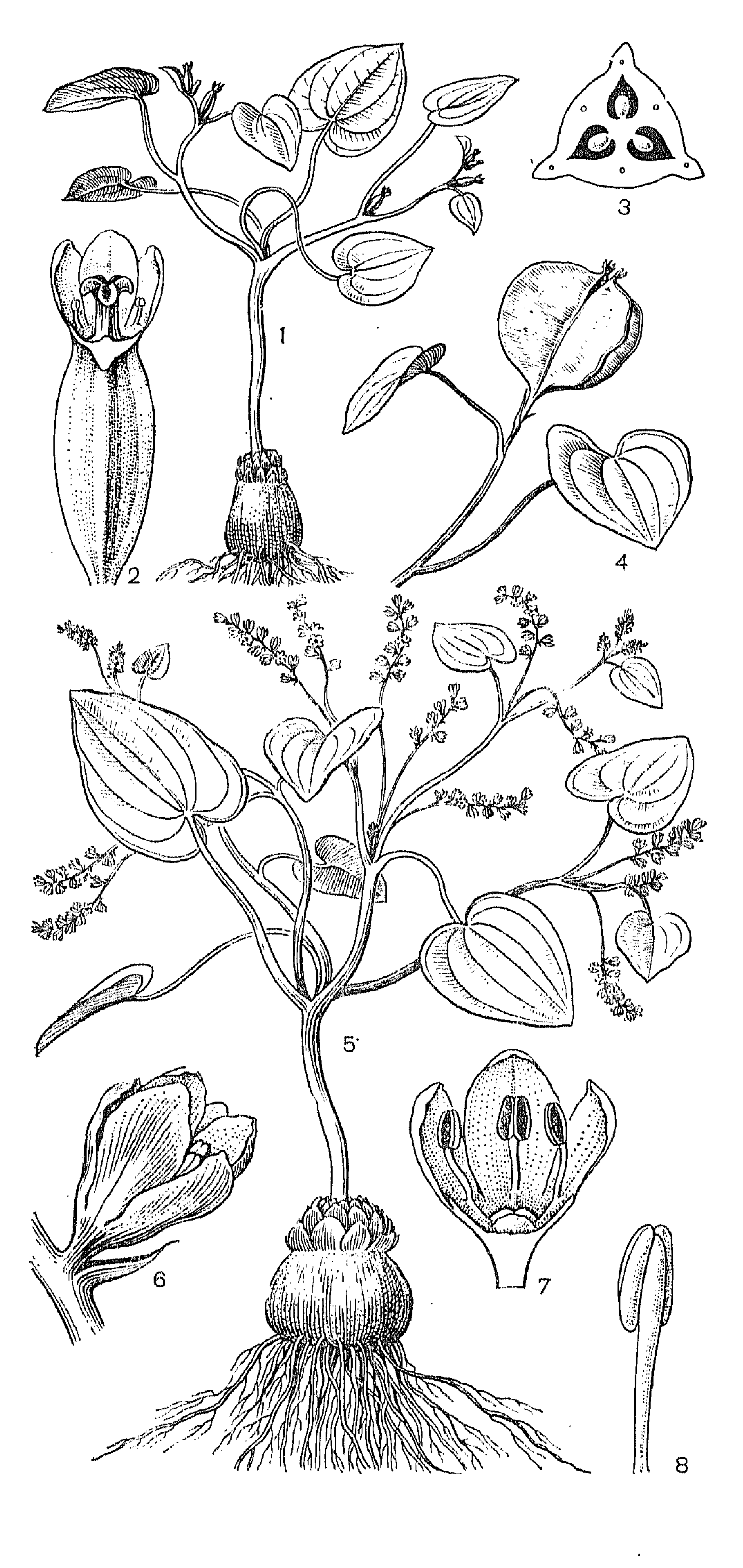


Рис. 127. Диоскорея пиренейская (Dioscorea pyrenaica):

1 — цветущее женское растение; 2 — женский цветок с недоразвитым андроцеем; 3 — завязь в поперечном разрезе; 4 — ветвь с плодом; 5 — мужское растение с соцветиями; 6 — мужской цветок; 7 — мужской цветок в разрезе; 8 — тычинка.

Ганы Эдвардом Айенсу (1972), характеризуется рядом своеобразных черт, отличающих их от вьющихся растений из всех других семейств. У расположенных в два круга проводящих пучков тяжи ксилемы и флоэмы совершенно необычно переплетены так, что на поперечном срезе стебля, а также черешка флоэма оказывается разбитой на несколько отстоящих друг от друга участков, примыкающих к ксилеме. Далее, некоторые ситовидные трубки настолько необычно широки в поперечнике, что их трудно не принять за сосуды. Наконец, в узлах стебля ситовидные трубки одного и другого междоузлия соединяются не прямо, а через так называемые гломерулы, или узловые сплетения, состоящие из нескольких расширенных рядов вытянутых живых тонкостенных клеток (рис. 128,*4*) с ситовидными полями, различимыми лишь при электронно-микроскопическом наблюдении. Ксилемные гломерулы узла также аномальны, они состоят из множества мелких трахеид. В то же время индийский специалист Ц. Карник (1971) доказал, что эти узловые сплетения являются местом заметной химической активности — постоянных изменений в содержании различных биологически активных веществ и их превращений.

Листья у диоскорей очередные, реже супротивные и даже мутовчатые. У некоторых видов листорасположение изменяется на протяжении побега, как это можно видеть у диоскореи кавказской; ее нижние листья собраны в мутовки, вышерасположенные — очередные или почти супротивные. Типичный лист в роде диоскорея простой и цельный (иногда с волнистыми краями), реже лопастный. У небольшого числа видов листья сложные — тройчатые и даже пятипальчатосложные. Есть основания считать сложные листья в эволюционном отношении производными от простых. Этот переход, очевидно, происходил независимо и параллельно в разных секциях рода и сопровождался увеличением общей ассимиляционной поверхности листа в целом. Размеры листовой пластинки (листочка у сложных листьев) колеблются в значительных пределах как у видов рода, так и на одном побеге. Листья чаще всего на длинных черешках с развитыми листовыми подушечками в местах сочленения как с листовой пластинкой, так и со стеблем. Это, как известно, типичный признак листьев тропических лиан и деревьев, позволяющий ориентировать листовую пластинку в наиболее выгодном положении по отношению к свету. В основании черешка у некоторых видов, особенно из секции стенофора, могут развиваться выросты, которые можно считать прилистниками. Но их образование непостоянно, и у разных видов они выполняют различные функции: у одних они увеличивают ассимиляционную поверхность, у других становятся колючками, у третьих укрепляют соединение черешка со стеблем. По форме листовые пластинки простых листьев у диоскорей обычно сердцевидные, с сильно выступающими ушками; жилкование у них дуговидное, до кончика листа доходит чаще всего 3 из 5, 7, 9 первичных жилок. Краевые жилки обеспечивают прочность этих «ветровых» листьев, чему, очевидно, служат и анастомозы между первичными жилками, образуемые жилками 2-го порядка и создающие общее сетчатонервное жилкование.

Кончик листа у ряда диоскорей сильно вытянут в капельное острие. У западноафриканской *диоскореи длиннохвостой* (Dioscorea macroura), распространенной в тропических дождевых лесах, оно достигает иногда в длину 8 см при длине листовой пластинки 15 см (рис. 128). Подобные капельные острия, свисающие от листа вниз, обеспечивают сток воды с его поверхности и воды, выделяемой гидатодами. Однако у ряда тропических диоскорей, в том числе у диоскореи длиннохвостой и диоскореи клубненосной, они проявляют интересную особенность внутреннего строения. Всю длину кончика листа пересекает здесь внутри сложная железистая система из полостей (кармашков) с щелевидным выходом на поверхность капельного острия (рис. 128,*6*). Железистый эпителий полостей выделяет в них слизь, в которой поселяются азотфиксирующие бактерии. Установлено также, что содержание азота в капельных остриях выше, чем в листовой пластинке. Наблюдалось, наконец, что листья диоскорей, в частности диоскореи клубненосной, постоянно посещаются муравьями, и высказывалась мысль, что эта диоскорея является мирмекофильным растением. Но выяснение истинных связей между названными организмами еще требует дальнейших исследований.

Среди интересных особенностей вьющихся побегов тропических диоскорей весьма своеобразной является способность к образованию в пазухах листьев воздушных клубней. Они характерны для множества видов этого рода из разных секций, но не образуются у примитивных трихоподовых, а также у диоскорей из древней секции стенофора. Воздушные клубни — это видоизмененные, укороченные и утолщенные пазушные побеги. Из обычных для диоскорей 3 пазушных почек, как правило, лишь одна (реже 2) развивается в воздушный клубень. У диоскореи клубненосной (рис. 128,*1*) воздушные клубни небольшие, диаметром 5—7,5 см; они почти шаровидные, с поверхности бурые и покрытые бородавчатыми выростами. Эта диоскорея редко приносит плоды, и вегетативное размножение воздушными

клубнями у нее в большой степени заменяет размножение семенами. Ко времени созревания воздушные клубни подсыхают и становятся плавучими. Опадая с растения, они или сразу попадают в текучие воды, или оказываются на почве, где их могут подхватить и унести ливневые потоки. Наконец, реки могут выносить их в море на волю морских течений. Предполагают, что именно так диоскорея (по-видимому, именно клубненосная) появилась на острове Кракатау вскоре после страшного извержения 1883 г., уничтожившего на нем почти всю растительность. Переносом воздушных клубней *диоскореи занзибарской* (D. sansibarensis) речными водами объясняют широкое распространение этого африканского вида, особенно обильного по речным долинам. Мясистые, богатые запасными веществами воздушные клубни могли бы стать легкой добычей растительноядных животных, если бы не защитное накопление в них токсических веществ, делающих их тошнотворными на вкус и ядовитыми.

Все виды диоскореи, кроме представителей секции стенофора, развивают подземные клубни как запасающий орган, обеспечивающий развитие с каждым годом новых и новых недолговечных вьющихся побегов. В сравнении с корневищами клубни являются более продуктивным запасающим органом, способным накапливать большие количества питательных веществ и воды. Отсюда и возможность произрастания диоскорей в областях с продолжительной засухой — в саваннах Африки, Мадагаскара, Бразилии, в чилийских степях, в сухих субтропиках Средиземноморья. Вопрос о происхождении клубней продолжительное время был дискуссионным. В настоящее время можно считать, что у разных видов они формируются из различных частей молодого проростка: в одних случаях из гипокотиля, в других — из эпикотиля, в третьих — из первых двух междоузлий побега. Так или иначе, но клубни диоскорей следует считать по происхождению органами стеблевыми, а не корневыми. Различают 2 основных типа формирования системы зрелых клубней. У одних видов вслед за небольшим первичным утолщением в зоне гипокотиля (или эпикотиля) от него отходят тонкие горизонтальные столоны, на концах которых и формируются клубни (рис. 129), существующие всего один год. Такие клубни характерны для культивируемых диоскорей, в частности для *диоскореи съедобной* (D. esculenta), распространенной в природе от Индии до тихоокеанских островов. У других диоскорей образуется всегда один многолетний, из года в год увеличивающийся в размерах и массе клубень (рис. 129). Примером может служить южноафриканская *диоскорея лесная* (D. sylvatica), у ко-

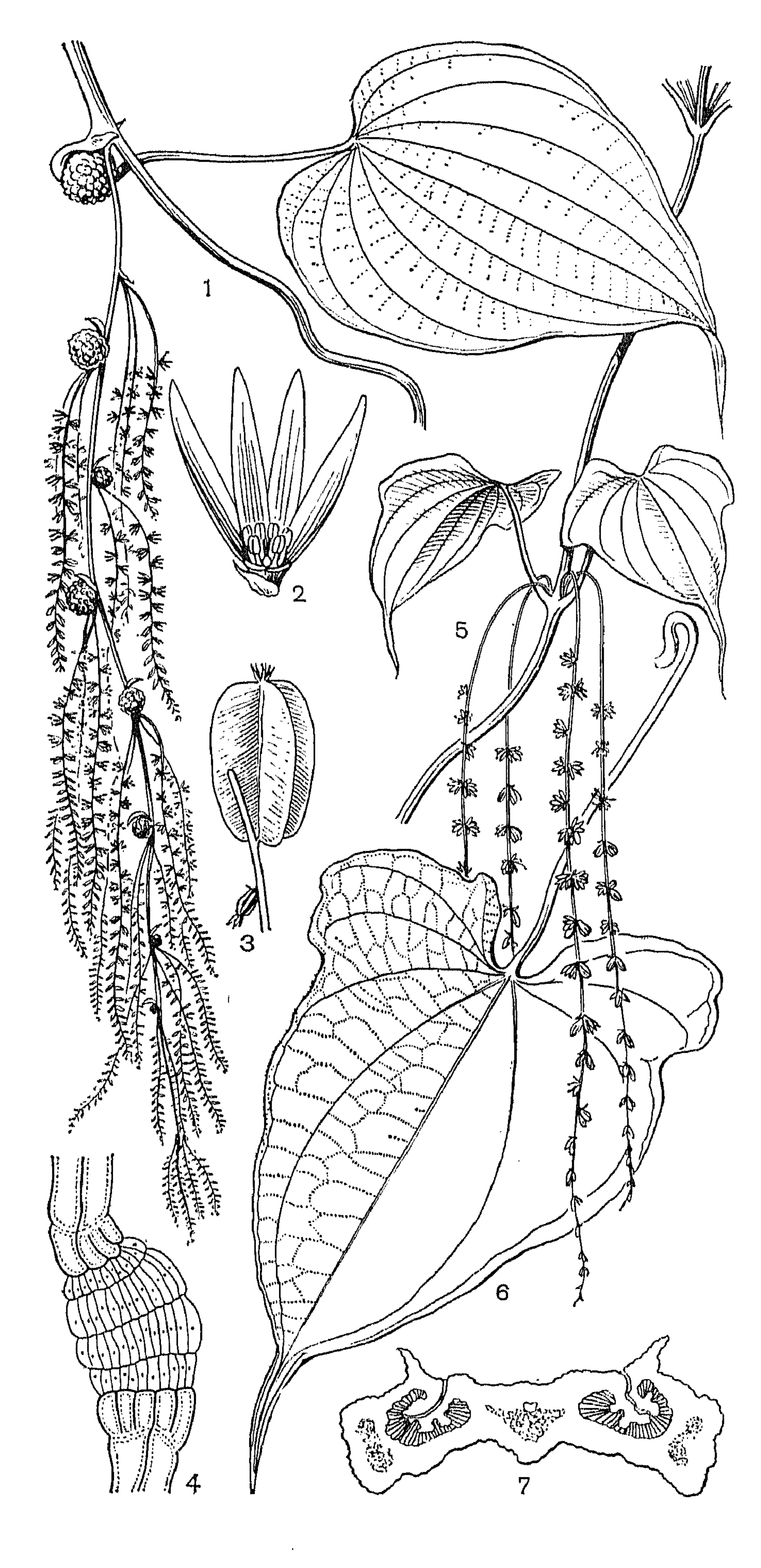


Рис. 128. Диоскореи.

Диоскорея клубненосная (Dioscorea bulbifera): *1* — ветвь мужского растения с соцветиями и воздушными клубнями; *2* — мужской цветок; *3* — женский цветок и плод; *4* — флоэмная гломерула с промежуточной зоной из мелкоклетной проводящей ткани. Диоскорея длиннохвостая (D. macroura): *5* — ветвь мужского растения с соцветием; *6* — лист с капельным острием; *7* — капельное острие в поперечном разрезе (видны железистые вместилища слизи).

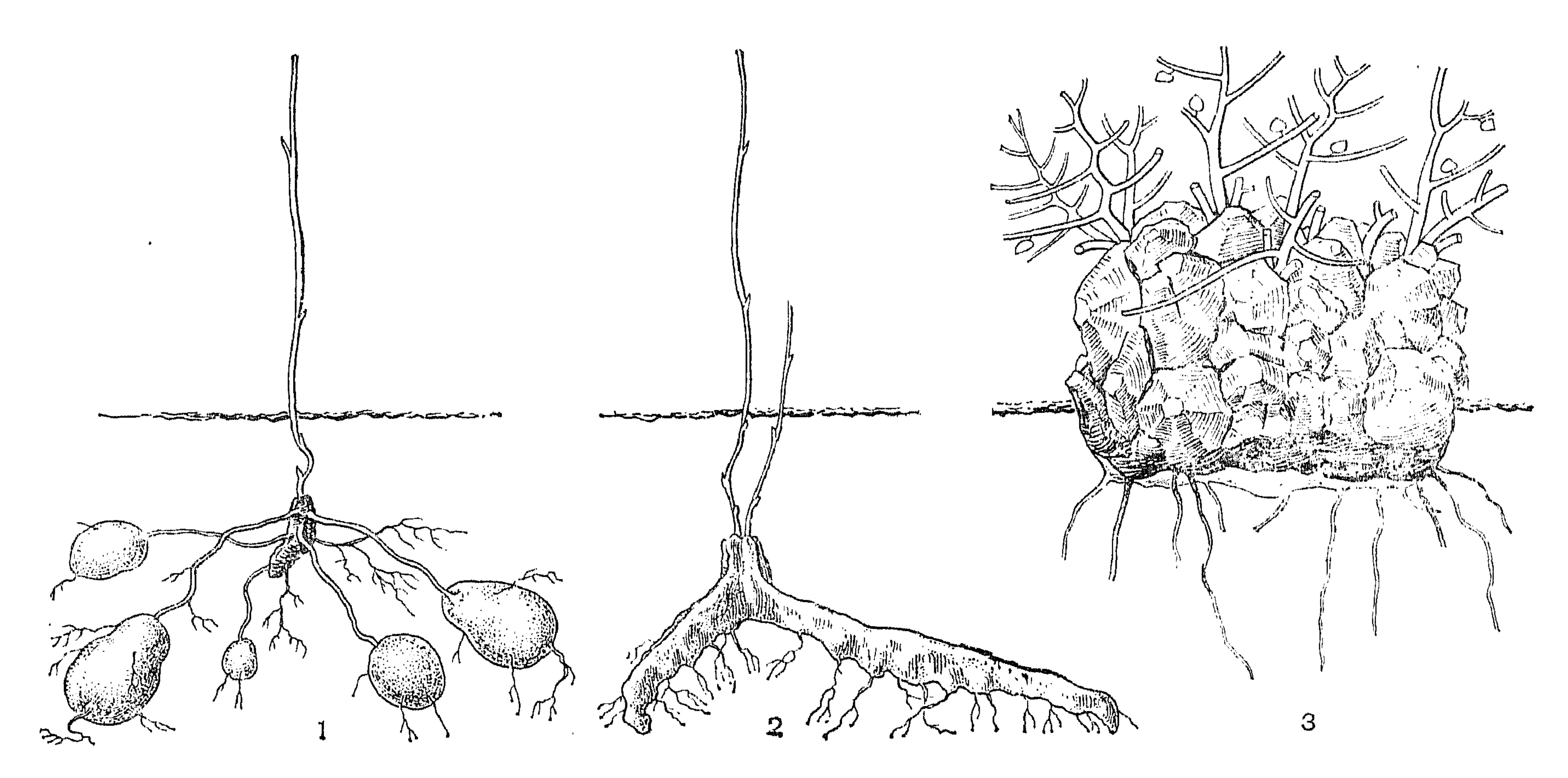


Рис. 129. Типы клубней у диоскорей:
1 — одногодичные подземные клубни; 2 — многолетний подземный клубень; 3 — многолетний полунадземный клубень.

торой клубень развивается из зоны гипокотиля. Окончательная форма этого многолетнего клубня, как указывает исследователь из Зимбабве Эйли Арчиболд (1967), в большой степени зависит от почвенных условий местообитания этого вида. На глинистой почве клубень дисковидный, с почкой возобновления ниже уровня почвы; на каменистых осыпях он может быть подземным и характеризуется наличием вмятин, где продолжающемуся росту клубня препятствуют крупные камни; на мелкой почве клубень частично выступает над поверхностью почвы и покрыт разноцветными «плитками»; наконец, на песках дюн клубень подземный, по форме напоминающий толстый блин с лопастями по краям. Но во всех случаях с возрастом срединная осевая часть подобных многолетних клубней деревенеет.

В сухих субтропиках Юго-Западной Африки, в области Намиб-Кару, к югу от реки Оранжевой, на высоте от 170 до 1300 м встречается другой представитель рода с тем же типом клубнеобразования — это знаменитая *диоскорея слоновая*, или *слоновая нога* (D. elephantipes),— одно из чудес здешней своеобразной природы. Особенностью этого вида является формирование с возрастом огромного, в основном (на $^{3}/_{4}$ высоты) надземного клубня, мозаично одетого снаружи толстыми и прочными многоугольными плитками из пробки (рис. 129,*3*). Щели между плитками углубляются по мере разрастания клубня. Покров этот напоминает поверхность панциря черепахи, откуда бытующее название этой диоскореи «спящая черепаха». Считают, что у старых растений клубень достигает в высоту 60 см, но рекордные размеры в свое время указал английский ботаник У. Хукер. Описанный им экземпляр имел клубень высотой (над землей) 2 м 10 см, диаметром 90 см и массой около 315 кг. В Кейптаунском ботаническом саду в открытом грунте произрастала диоскорея слоновая с клубнем высотой 1,5 м и диаметром 5 м. Какой же возраст могут иметь такие гиганты, если даже для растения с клубнем высотой всего 30 см с учетом ряда признаков, в частности числа слоев пробки, был установлен примерный возраст в 100 лет!

Образование пробки здесь, как и у некоторых других однодольных (панданусов, некоторых пальм, агав, кордилин), своеобразно и отличается от этого процесса у двудольных. В этом случае паренхимные клетки все более глубокой закладки многократно делятся периклинально и затем суберинизируются. Образуется так называемая ярусная пробка. Что касается утолщения клубня, то оно обязано деятельности камбиеподобной ткани — специализированной первичной меристемы утолщения. Богатая крахмалом запасающая ткань лопастей клубня использовалась готтентотами в пищу, с чем связано еще одно название этой диоскореи — «готтентотский хлеб». Диоскорея слоновая обитает в колючих и суккулентных кустар-

никовых зарослях каменистых склонов на мелкой сухой почве, обвивая молодым побегом свой отмерший в предыдущем году побег или ветви ближайших кустарников, среди которых можно видеть виды родов алоэ (Aloe), толстянки (Crassula) и др. С этими суровыми условиями связано не только образование диоскореей мощного водозапасающего клубня, но и уменьшение размеров сизоватых от воскового налета листьев, в сухие дни складывающихся вдоль, а также полное отмирание листоносных побегов на засушливый период. Наконец, боковые побеги по опадении листьев, а также оси соцветий по отцветании остаются на клубне в виде острых твердых шипов, как защита от травоядных животных. У других диоскорей шипы на клубнях имеют корневое происхождение. В ряде случаев в шипы превращаются отходящие от клубня короткие придаточные корни после одревеснения их внутренних тканей и сбрасывания первичной коры. Иначе они образуются, например, у диоскореи съедобной, у которой в шипы превращаются боковые ответвления скелетных корней 1-го порядка; в этом случае в нескольких сантиметрах от поверхности клубня постепенно формируется колючий защитный чехол. Защитным приспособлением от животных у ряда диоскорей является также накопление в их клубнях токсических веществ, в частности алкалоида диоскорина. У некоторых диоскорей клубни особенно ядовиты. Отмечают, например, что кусок сырого клубня индо-малезийской *диоскореи щетинковолосистой* (D. hispida) размером с яблоко может вызвать смерть неразборчивого в еде человека. В Индии истолченные клубни этой диоскореи используют для приготовления ядовитых приманок для тигров. Малезийская *диоскорея рыбаков* (D. piscatorium) получила свое название в связи с использованием ее клубней местными рыбаками как средства для глушения рыб. В Африке клубни диоскореи занзибарской и *диоскореи кустарниковой*, или *горькой* (D. dumetorum), используют для получения стрельного яда.

Как было уже сказано, все виды диоскореи двудомны. Мы уже видели, как мужские и женские растения у диоскореи пиренейской отличаются даже габитуально. Но это исключение, и у большинства диоскорей различия между полами проявляются в основном в репродуктивной сфере. Прежде всего отметим, что мужские растения диоскорей намного обильнее в природе, чем женские того же вида, что их особи формируют больше соцветий, а сами соцветия крупнее и содержат значительно больше цветков, чем женские особи. В образовании такого изобильного, казалось бы расточительного, числа мужских цветков можно усмотреть «плату» за нелегкое обеспечение опыления и формирование плодов. Мужские соцветия у диоскорей достигают иногда больших размеров. Так, повисающие соцветия этого пола у диоскореи клубненосной иногда имеют длину до 1 м. Увеличение числа цветков при этом определяется также отчасти принадлежностью этих соцветий к типу верхоцветных — тирсов, у которых цветки на осях скучены в цимоидах. Женские же соцветия, как правило, не образуют на своих осях скоплений цветков и относятся к типу бокоцветных. Это или кисти, или колосовидные соцветия. Цветки, как правило, мелкие и невзрачные, диаметром всего от 2 до 5 мм, а у одного мадагаскарского вида даже 1 мм. Исключением являются цветки южноамериканской *диоскореи крупноцветковой* (D. macrantha) с диаметром цветка до 2,7 см. Околоцветник у большинства видов чаще всего чашечковидный, зеленоватый и только у немногих видов имеет более или менее заметную окраску — у некоторых видов он почти белый, у диоскореи клубненосной цветки красноватые, а у диоскорей (особенно американских), обитающих в сухих местах, цветки темноокрашенные, иногда пурпурные и даже почти черные.

Все диоскореи энтомофильны, о чем свидетельствует строение их цветков. Прежде всего цветки, особенно мужские, издают аромат. Так, приятным запахом, сходным с ароматом ладана — смолы некоторых бурзеровых (Burseraceae),— отличаются мужские цветки диоскореи клубненосной. Лопасти или сегменты околоцветника раскрываются не полностью, особенно у мужских цветков, которые даже в разгар цветения остаются почти сомкнутыми; шире раскрываются они у женских цветков. Тычинки, продуцирующие клейкую пыльцу, нередко скрыты в глубине цветка. У ряда видов из 6 тычинок полноценно развиваются лишь 3; тычинки внутреннего круга превращаются в стаминодии, расширенные в верхней части и загораживающие вход в цветок. У других видов внутренний круг тычинок вообще не развивается, но тогда тычиночные нити наружных тычинок раздваиваются и образуют те же 6 пыльников, что у видов с 6 фертильными тычинками. Прекрасным примером приспособления к насекомоопылению являются цветки *диоскореи волосистоцветковой* (D. hirtiflora), распространенной в тропической Африке. В мужских цветках здесь только сегменты наружного круга околоцветника слегка расходятся; сегменты внутреннего круга остаются соединенными на верхушке переплетающимися волосками. Ниже между сегментами остаются узкие длинные щели для прохода мелких посетителей. Последние находят путь между довольно крупными стаминодиями и крупными,

также стерильными рыльцами в глубину цветка, где, как яйца в птичьем гнезде, на коротких искривленных нитях сидят пыльники трех фертильных тычинок. Опылителями диоскорей, скорее всего, являются мелкие летающие, очевидно, в основном ночные насекомые, сходные по размерам с трипсами (отряд пузыреногих).

Плод у диоскорей — 3-гнездная и 3-лопастная коробочка, в каждом гнезде которой развивается по одному или по два семени. У многих видов коробочка крылатая; в крылья здесь превращаются выступающие ребра плода. Значение этих крыльев достаточно загадочно, поскольку коробочка диоскорей — плод вскрывающийся, освобождающий крылатые семена. Раскрывается коробочка створками сверху вниз вдоль края крыла, после выпадения семян коробочка еще долго продолжает висеть на растении. Предполагают, что крылья плода могут каким-то образом содействовать освобождению и распространению семян. Крылатые семена диоскорей распространяются токами воздуха. У разных видов рода крылья имеют различный характер. У большинства видов с их почти шаровидными коробочками легкие плосковатые семена окружены очень тонким и бумажистым крылом равномерно по всей окружности. Выскальзывая из коробочки, такие семена могут парить в спокойном воздухе, постепенно снижаясь и отлетая от растения. У диоскорей с несколько продолговатыми коробочками характер крыла и способ распространения семян отличается. В этом случае, наподобие крылатки ясеня, крыло развивается только с одной стороны; у одних видов — с верхнего, у других — с нижнего конца семени. Семена такого строения, выпадая из плода, отлетают при порывах ветра, вращаясь вокруг своей оси, или опадают поблизости при полном безветрии. Интересно отметить, что у низкорослых, карликовых диоскорей способность семян к распространению токами воздуха в ходе эволюции была утеряна. Утрачены крылья, например, у диоскореи пиренейской. Семена, выпадающие из ее округлых коробочек, не относятся за пределы специфического местообитания этого карлика на каменистых осыпях, а попадают в какую-либо расщелину поблизости.

Из всего семейства диоскорейных именно диоскореи представляют наибольшее значение для человека. Клубни ряда диоскорей — один из древнейших видов пищи у народов тропических областей. Даже их возделывание, не говоря об уходящем в древность собирательстве, развилось независимо в тропических Африке и Азии, по-видимому, более 5000 лет назад. Американские индейцы возделывали местный вид *диоскорею трехнадрезную* (D. trifida) задолго до Колумба. Одним из наиболее древних центров культуры диоскорей явилась Западная Африка. Именно отсюда вошло в широкий обиход название — синоним для диоскорей в целом — «ямсы», как видоизменение их местных африканских названий. Именно здесь окончание сбора урожая ямсов издавна сопровождалось празднеством, эквивалентным Новому году. Здесь и независимо в других областях культивирования диоскорей (острова Малезии, Новая Гвинея, Новая Каледония, Фиджи) развился традиционный ритуал фестиваля, своего рода конкурса на самый крупный из выращенных клубней. Такие клубни-гиганты массой до 60 кг, иногда до 100 кг и больше и длиной до 2 м и даже до 6 м сохранялись до следующего урожая как «жилище ямсового духа». Но и в наше время ямсы являются главным пищевым продуктом примерно для 400 млн. человек, т. е. для каждого третьего жителя тропиков мира. Наиболее широко культивируемыми ради съедобных клубней видами являются в Африке *диоскорея округлая*, или *«белый ямс»* (D. rotundata), и *диоскорея кайенская*, или *«желтый ямс»* (D. cayenensis), а в Азии и на островах Тихого океана — *диоскорея крылатая* (D. alata) и *диоскорея съедобная* (D. esculenta). При этом диоскорея округлая и диоскорея крылатая являются культиварами, не встречающимися в природе в диком виде. Также только культивируемыми растениями представлена *диоскорея супротивная* (D. opposita), более известная как «китайский ямс». Клубни этих и других экономически гораздо менее важных видов, содержащие большое количество крахмала, а также протеин, витамины C и B и минеральные элементы, используются в пищу в вареном и жареном виде, а также для получения муки. Ямсы очень перспективная культура для будущего тропического земледелия.

Другой, не менее перспективной областью применения диоскорей оказалась медицина, и объектами использования здесь являются другие виды диоскореи — виды, содержащие в своих корневищах или клубнях биологически активные и в то же время токсические вещества. Ядовитые подземные и воздушные клубни диоскорей издавна применялись в туземной медицине как средство против ревматизма, кожных болезней, против укусов змей и так далее. Научное название «диоскорея» дано в честь прославленного врача древности Диоскорида (I в. н. э.) и было закреплено за родом Карлом Линнеем. Новая история медицински значимых диоскорей открылась после второй мировой войны, когда с особой остротой встала проблема гормонального препарата кортизона с его широким спектром терапевтического действия при тяжелых заболеваниях и в связи с крайне низкой обеспеченностью сырьем (един-

ственным источником для получения кортизона — гормона коры надпочечников — были железы убойного скота). Новым сырьем для производства этого гормона должны были стать растения, содержащие стероидные соединения — «полуфабрикаты» для последующего синтеза кортизона. Наиболее перспективными в этом отношении и оказались диоскореи. На содержание в диоскореях такого «полуфабриката» диосгенина было исследовано 125 видов этого рода — 64 американских, 33 азиатских, 28 африканских. В итоге оказалось, что 60 видов содержат это соединение в заметном количестве, а из них выделилось несколько с особо повышенным его содержанием. Таковыми оказались прежде всего три мексиканских вида: *диоскорея колосоцветковая* (D. spiculiflora), *диоскорея сложная* (D. composita) и *диоскорея обильноцветущая* (D. floribunda) — с максимальным содержанием диосгенина в клубнях 15, 13 и 10% соответственно. Мексика и страны Центральной Америки стали основными поставщиками сырья для промышленного производства диосгенина. Ценным источником сырья стала также индийская диоскорея дельтовидная. В связи с последовавшими массовыми заготовками сырья всех названных видов их запасы в природе в последнее время сильно сократились. Выход из положения находят в создании плантаций для культивирования отобранных и созданных селекцией форм этих ценных растений. В СССР ведутся успешные опыты по введению диоскореи дельтовидной в культуру изолированных тканей.

Ценными лекарственными растениями являются и наши отечественные диоскореи. Корневища с корнями диоскореи кавказской и диоскореи японской, содержащие стероидные сапонины, стали в последнее время сырьем для производства лечебных препаратов диоспонина и полиспонина. Из трех видов диоскореи, произрастающих дико в СССР, два включены в Красную книгу как нуждающиеся в охране. В первую очередь — это диоскорея кавказская, запасы которой быстро сокращаются в результате усиленного сбора корневищ как лекарственного сырья и очень медленного восстановления зарослей после заготовок. Решение об ограничении заготовок сбором только по лицензиям должно сопровождаться расширением масштабов выращивания в культуре. Другой вид — *диоскорея тонконогая* (D. tenuipes) — произрастает в СССР в единственной точке — в долине одного ключа на острове Кунашир, вблизи горячего сернистого родника. В этом случае определена необходимость полной охраны путем создания специального заказника. В мерах охраны, несомненно, нуждаются и многие тропические диоскореи и диоскорейные из других родов, имеющие маленькие ареалы и редко встречающиеся в их границах. Так, все более редкой, а в некоторых районах и совершенно исчезающей становится в Южной Африке диоскорея слоновая, и не только из-за беспощадного сбора растениеводами-любителями, но и по вине ангорских коз, которых здесь разводят во все большем количестве.

На островах Карибского бассейна можно встретить весьма похожих на диоскореи представителей другого рода из той же трибы диоскорейных — виды рода *рейания* (Rajania), названного в честь известного английского ботаника Джона Рея. Рейанию можно бы назвать кубинским родом, поскольку из общего числа (25 видов) 15 являются кубинскими. К последним относится наиболее широко распространенная *рейания сердцевидная* (R. cordata), произрастающая, кроме Кубы, и на других Больших Антильских и Малых Антильских островах. Виды рейании — вьющиеся растения с тонкими, более или менее высоко взбирающимися надземными побегами и с подземными клубнями. Сходство с диоскореями обнаруживается и в строении очередных листьев с характерным дугонервным жилкованием. Наиболее существенным отличием от рода диоскорея является у рейании тип плода — невскрывающаяся односемянная крылатка с одним крыловидным выростом и с сохраняющимся остатком околоцветника.

Наконец, в Средиземноморской и Макаронезийской областях и в Западной Европе распространены виды третьего рода трибы диоскорейных — рода *тамус* (Tamus). Из 4 видов этого рода наиболее широко распространен *тамус обыкновенный* (T. communis). Будучи в основном растением средиземноморским, он заходит далеко на север в Западной Европе, в целом же распространен от Атлантического побережья Европы на западе до Восточного Закавказья и Ирана на востоке и от Ирландии на севере до Атласских гор на юге; в СССР встречается на Кавказе и в Крыму. Тамус обычен в средиземноморских маквисах, а в тепло-умеренной части ареала приурочен к лиственным и смешанным лесам, особенно к опушкам леса и к кустарниковым зарослям. Тамус обыкновенный — травянистая лиана. Его одногодичные неветвящиеся надземные побеги обвивают ветви кустарников и стволы невысоких деревьев, взбираясь по ним иногда на высоту до 6 м. Очередные листья, многообразные по форме, от цельных глубокосердцевидных или треугольных до почти трехлопастных, на длинных черешках и с капельными остриями, подчас образуют выраженную листовую мозаику. Старые экземпляры с мощным клубнем могут раз-

вивать одновременно большое число (до 20 и более) вьющихся побегов, которые своей листвой, как шапкой, покрывают служащие им опорой кустарники. В почве разрастается многолетний удлиненный клубень. Первое время он расположен в ней почти горизонтально, позднее втягивается отходящими корнями и приобретает углубленное и почти вертикальное положение. При многолетнем росте в длину и вторичном утолщении с годами клубень становится достаточно мощным. Так, у одного измеренного 30-летнего растения клубень имел длину 52 см, толщину 20 см и массу 10 кг. Интересно, что число цветков у мужских растений у этого двудомного вида, как и у диоскорей, преобладает над числом цветков, образуемых женскими растениями. В длинных обращенных к свету мужских метелках может быть до 200 цветков, в то время как повисающие короткие и рыхлые кисти женских растений малоцветковые, несут до 20—25 цветков, по чаще и того меньше, так что соотношение между теми и другими становится как 60 : 1. Цветки тамуса обыкновенного мелкие (диаметром 3—4 мм), незаметные, желтовато-зеленые, со слабым ароматом. В то же время они продуцируют нектар, привлекающий разнообразных мелких насекомых-опылителей. Постоянными посетителями цветков тамуса, по наблюдениям в Европе, являются мелкие представители рода эмпис (Empis, семейство толкунчики из двукрылых).

Зрелые плоды тамуса — кораллово-красные, блестящие и ядовитые ягоды, резко выделяющиеся осенью на фоне желтеющей или буреющей отмирающей листвы этой лианы. Заключенные в них шаровидные семена твердые, как кость, в связи с отложением в оболочках клеток эндосперма в качестве запасного материала целлюлозы. В твердый эндосперм погружен маленький недоразвитый зародыш. Отсюда крайне замедленное прорастание семян: проходит от 2 до 3 лет, пока, попав в почву, семя прорастет. Очень своеобразно распространение этих семян. Они относятся к категории клейких; собственно, очень липкой является мякоть ягоды. При повреждении экзокарпия, например, улитками семена в клейкой массе мякоти выступают наружу и прилипают к перьям птиц или шерсти животных или, опав на почву, приклеиваются к опавшим листьям, которые затем уносятся ветром. Но для прорастания им необходимо теперь углубиться в почву, только здесь семена смогут пройти длительное дозревание, и это достигается их самозарыванием на глубину около 4—5 см вследствие чередования набухания и сморщивания семенной кожуры. Продолжает углубляться в почву и развивающийся клубень, так что у зрелого растения основание клубня нередко оказывается на глубине 10—20 см и даже более.

Клубни тамуса обыкновенного издавна применяют в разных странах в народной медицине. В клубнях содержатся биологически активные вещества, в том числе стероидные сапонины. Между прочим, из надземных побегов и листьев *тамуса съедобного* (T. edulis), произрастающего на островах Макаронезии, был выделен тамусгенин, более, чем диосгенин диоскорей, приближенный к строению кортизона. К сожалению, использование побегов этого растения как сырья для производства гормональных препаратов типа кортизона крайне затруднено из-за примеси к тамусгенину большого разнообразия других стероидных генинов.

Обратимся в заключение ко второму подсемейству диоскорейных — к трихоподовым. К нему, как уже отмечалось, относится всего один монотипный род *трихопус* (Trichopus), единственный вид которого *трихопус цейлонский* (T. zeylanicus) кроме Шри-Ланки распространен на юге Индии, в штате Мадрас, а также на полуострове Малакка. Это невысокое (всего около 25 см) дернистое травянистое растение (рис. 130) обитает в низинных тропических дождевых лесах по берегам рек, в условиях постоянной высокой влажности. В Индии трихопус встречается в горных тропических лесах на высоте около 1000 м. Запасающим органом здесь, как и у стеномерисовых, является корневище. У трихопуса оно тонкое, толщиной всего с карандаш, покрытое очень острыми чешуйчатыми листьями и образующее множество крепких проволоковидных корней. Корневище это горизонтальное и очень короткое (1—4 см), слегка восходящее на верхушке и отмирающее после опадания чешуек на противоположном конце. От корневища, иногда ветвящегося, отрастают 5—7 (иногда 20) прямых стеблей высотой до 12 см. Каждый из этих слегка угловатых стеблей несет только по одному листу, черешок и пластинка которого продолжают линию стебля. Листовые пластинки длиной около 10 см и шириной до 4 см весьма вариабельны по форме: от линейно-ланцетных до треугольно-яйцевидных и сердцевидно-стреловидных с клиновидным или глубокосердцевидным основанием (с сильно развитыми ушками) и с 5—9 дуговидными жилками, из которых только 3 достигают притупленной коротко заостренной верхушки. Край листа волнистый. Листовые пластинки вытянуты вверх, и эпидерма на обеих сторонах листа этого тенелюбивого растения, в отличие от остальных диоскорейных, состоит из глубоко извилистостенных клеток. На верхушке стебля, сразу под черешком, развивается сдвинутая в боковое положение укороченная фертильная ветвь

с двурядно расположенными тесно примыкающими друг к другу чешуйчатыми прицветниками. В целом эта веточка очень напоминает многоцветковый колосок злаков из рода костер (Bromus). В пазухах этих защитных чешуек-прицветников развиваются пазушные почки, которые пробуждаются по очереди, выбрасывая единовременно один или два цветка на длинных (до 7 см), тонких, на концах поникающих цветоножках. Только после опыления цветка выбрасывается новый из пазухи другой чешуйки, что уже является своеобразным приспособлением к перекрестному опылению. Столь своеобразный, неповторимый в семействе габитус был выработан в эволюции, очевидно, как неотеническая форма. Надземный побег ближайшего предка трихопуса, бывшего, очевидно, вьющимся растением, приобрел способность к переходу в зрелое состояние, т. е. к цветению и плодоношению на фазе ювенильного растения-предка и развитие даже второго листа подавляется ради более успешной деятельности листа первого и единственного. Таким образом, трихопус является как бы «взрослым проростком».

Обоеполые, актиноморфные цветки трихопуса имеют сростносегментный колокольчатый околоцветник шириной до 1,5 см. Трубка его зеленоватая, а лопасти тускло-пурпурные. Как у стеномерисовых, пыльники 6 тычинок снабжены надсвязниками, протягивающимися к расходящимся от очень короткого столбика рыльцам. Сами пыльники с широкими связниками смыкаются край к краю и образуют как бы потолок над камерой, в которую должны заползти мелкие насекомые-опылители. При таком строении цветка механизм перекрестного опыления здесь должен быть сходным с характером опыления у аветры.

Плод у трихопуса — 3-гранная, обратнояйцевидная, суккулентная, ягодовидная коробочка с 3 утолщенными крыльями, при созревании раскрывающаяся на 3 створки. Распространение этих сочных плодов с заключенными в них плоскими семенами осуществляется, по предположению Г. Беркилла (1951, 1960), водой. Сильные дождевые потоки отламывают плоды от их тонких плодоножек и относят в сторону от материнского растения.

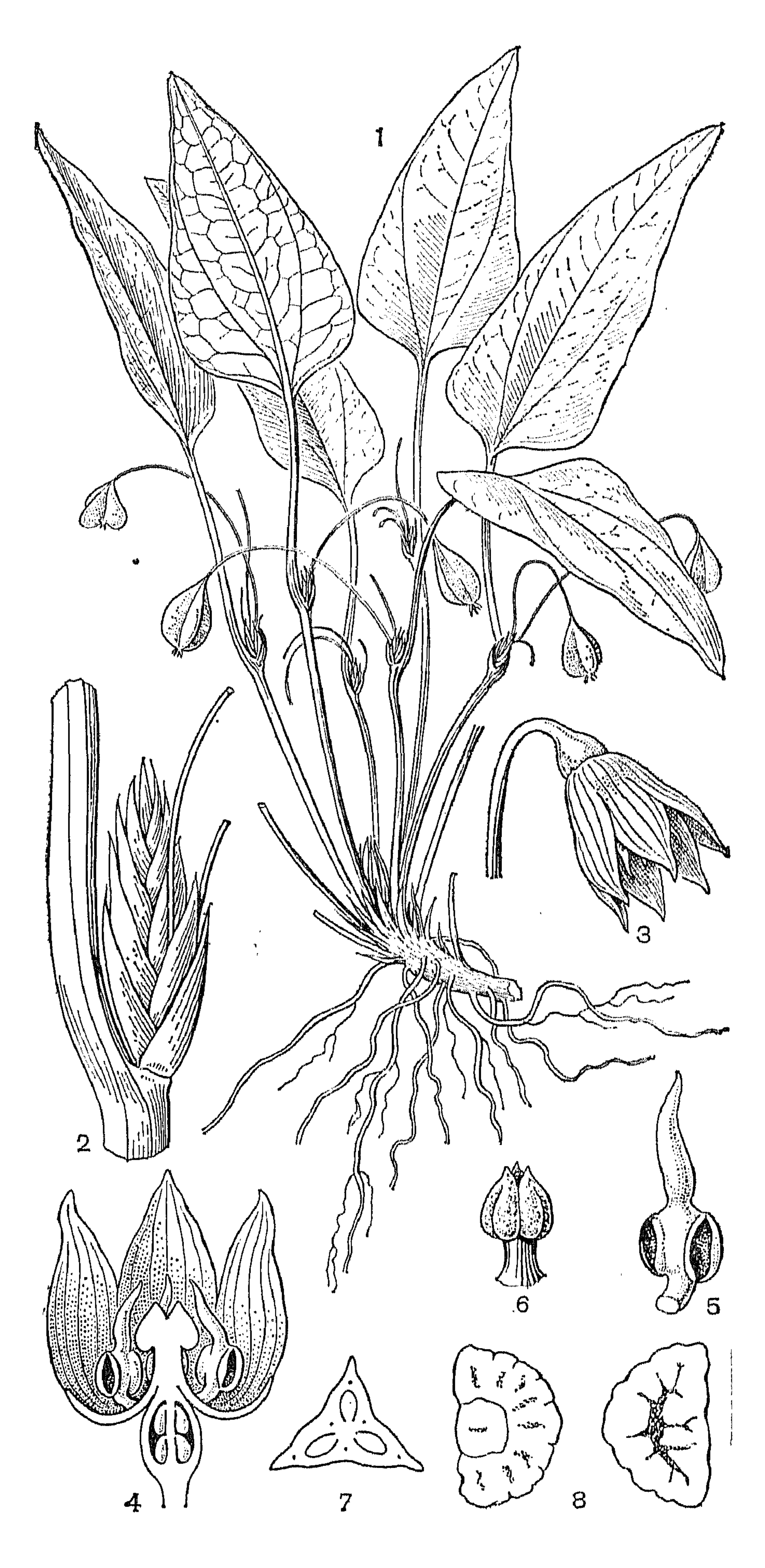


Рис. 130. Трихопус цейлонский (Trichopus zeylanicus):
1 — общий вид растения с плодами; 2 — укороченная фертильная ветвь; 3 — цветок; 4 — цветок в разрезе; 5 — тычинка с надсвязником; 6 — столбик с рыльцами; 7 — завязь в поперечном разрезе; 8 — плоское семя (вид с двух уплощенных сторон).

СЕМЕЙСТВО ТАККОВЫЕ (TACCACEAE)

Семейство такковые представлено одним родом *такка* (Tacca), насчитывающим около 10 видов, из которых 9 — обитатели тропиков Старого Света и только 1 вид — *такка Паркера* (T. parkeri) произрастает в тропической Южной Америке (Венесуэла, Гайана, Колумбия и Северная Бразилия). Ареал *такки леонто-*



Рис. 131. Такка цельнолистная (Tacca integrifolia):

1 — общий вид; *2* — вид цветка сверху; *3* — вид цветка сбоку; *4* — тычинка; *5* — вид тычинки сбоку; *6* — рыльце; *7* — завязь; *8* — семязачаток.

лепестковидной (T. leontopetaloides) простирается от западного побережья тропической Африки до острова Пасхи, включая Мадагаскар, Сейшельские и Маскаренские острова, Юго-Западную и Южную Азию, остров Шри-Ланка, Малезию, Северную Австралию и острова Океании. Остальные 8 видов рода обитают преимущественно в Южной и Юго-Восточной Азии: в Восточной Индии, Бангладеш, Таиланде, Южном Китае, на полуострове Малакка, островах Суматра и Калимантан, в западной части острова Ява, доходят на востоке до Соломоновых островов.

Такковые — многолетние травы с ползучими или клубневидными корневищами, снабженными сосудами примитивного типа. Молодые части растений, как правило, бывают опушены мельчайшими волосками, исчезающими по мере взросления органа. Размеры растений обычно невелики, от 40 до 100 см, но некоторые виды (например, такка леонтолепестковидная) достигают иногда в высоту 3 м. Количество листьев и соцветий на каждом растении, как правило, невелико. Листья все прикорневые, крупные, на более или менее длинных ребристых мясистых черешках, цельные (*такка цельнолистная* — T. integrifolia, рис. 131, табл. 27,*5*) или сильно расчлененные (*такка пальчатонадрезная* — T. palmatifida). Обоеполые актиноморфные цветки на коротких цветоножках собраны в зонтиковидное верхушечное насоцветие, окруженное покрывалом из 4 прицветников, в большинстве случаев расположенных в 2 круга. За исключением видов секции *пальмотакка* (Palmotacca) и такки Паркера в соцветиях имеются, кроме того, длинные (до 25 см) нитевидные поникающие прицветники.

Околоцветник из 6 свободных сегментов, расположенных в 2 круга (сегменты внутреннего круга темнее окрашены), или сросшийся в короткую трубку, несколько венчиковидный. Тычинок 6, они расположены в 2 круга и прикреплены к околоцветнику короткими шлемовидными нитями (рис. 131,*3—5*). Пыльники интрорзные; оболочка пыльцевых зерен однобороздная. Гинецей паракарпный; столбик короткий, с 3 часто лепестковидными и загнутыми над столбиком рыльцевыми ветвями (рис. 131,*6*); завязь нижняя с многочисленными анатропными семязачатками; эндосперм нуклеарный. У некоторых видов имеются нектарники или нектарниковидные желёзки. Плод — ягода, и только у одного вида — *такки подорожниковой* (T. plantaginea) — локулицидная коробочка, что позволило некоторым ботаникам выделить этот вид в самостоятельный род *схизокапса* (Schizocapsa). Семена многочисленные, с маленьким зародышем и обильным эндоспермом. Зрелые семена длиной до 5 мм, светло- или темно-коричневые, иногда с ариллусовидным мясистым образованием у рубчика; ребристая семенная кожура снабжена папиллами.

Род такка на основании морфологических признаков подразделяется на 3 секции. Виды секции *атакка* (Atacca) имеют цельные листья и длинные нитевидные прицветники. К этой секции относят также и южноамериканскую такку Паркера, у которой, однако, нет прицветников или 1—2 очень коротких. В секцию *пальмотакка* (Palmotacca) входят виды со сложными расчлененными листьями, без нитевидных прицветников. И наконец, представители третьей палеотропической секции *эвтакка* (Eutacca) имеют рассеченные листья и очень длинные нитевидные прицветники. Монограф семейства голландский ботаник Э. Дренс (1972) объединяет виды этой секции в один — такка леонтолепестковидная.

Произрастают виды такки в самых разнообразных экологических условиях. Они селятся на открытых и сильно затененных местах, в саваннах, в зарослях кустарников и в дождевых лесах. Их можно встретить на морских побережьях и в горных тропических лесах, иногда на высоте до 2100 м над уровнем моря (*такка Шантрье* — T. chantrieri). Растет такка на самых разных почвах: на песчаных и каменистых субстратах, на гравии, суглинках, глинистых почвах, на известняках и вулканических породах. На побережьях островов Суматра и Ява такка образует растительные группировки с казуариной (Casuarina), панданусами (Pandanus); в лесах Северной Австралии такка леонтолепестковидная произрастает совместно с видами эвкалипта (Eucalyptus); на Маршалловых островах — с аргузией (Argusia) и веделией (Wedelia).

Цветет и плодоносит такка почти круглый год. Цветки ее не обладают ярко выраженными приспособлениями для привлечения опылителей, которые так характерны для большинства тропических растений (цвет, форма и т. д.). Тона их тусклые, темные, коричневато-пурпурно-зеленоватые или грязно-фиолетовые. У такки нет резких сильных запахов, и неизвестно также, выделяют ли нектар иногда имеющиеся нектарники или нектарниковидные желёзки. Таким образом, соцветия такки обладают совокупностью тех признаков, которые, по мнению К. Фэгри и Л. ван дер Пейла (1966), присущи сапромиофильным растениям, опыляемым мелкими насекомыми, чаще всего падальными или навозными мухами. Пищи для насекомых-опылителей в таких цветках нет, и цветок «обманывает» мух, стремящихся проникнуть в него. Возможно, мух привлекает слабый запах разлагающегося протеина, и мухи вползают внутрь цветка через небольшое отверстие, привлеченные блеском железистых эпидермальных клеток на «донышке» цветка. Не найдя внутри ничего для себя интересного, мухи стремятся быстрее покинуть цветок, но короткие шлемовидные тычинки и короткий столбик с ветвистыми долями рыльца мешают им беспрепятственно сделать это. В поисках выхода из ловушки насекомое неизбежно соприкасается с поверхностью пыльников или рыльца и, наконец, нагруженное пыльцой, выбирается из цветка, чтобы снова, соблазнившись блеском железистых клеток, попасть в кратковременный плен другого цветка. Не исключено также, что большие прицветники, образующие покрывало вокруг соцветия, могут служить убежищем для этих маленьких мух, а длинные сочные нитевидные прицветники, возможно, и пищей для насекомых.

Способы распространения плодов и семян такковых весьма разнообразны. Плоды растущих на морских побережьях видов такки могут переноситься морскими течениями. Губчатая семенная оболочка обеспечивает плавучесть семян на многие месяцы. Во всяком случае, этим можно объяснить расселение некоторых видов на многочисленных островах Тихого океана, отдаленных друг от друга подчас на значительные расстояния. По сообщению Г. Ридли (1930), в распространении семян такки принимают участие и птицы, склевывающие плоды. Во влажном тропическом климате опавшие плоды такки быстро сгнивают и освободившиеся семена с мясистым ариллусовидным придатком у рубчика растаскиваются муравьями. Человек также играет немаловажную роль в распространении этого растения, возделывая некоторые виды такки далеко от мест их естественного обитания.

Издавна люди используют в качестве ценного пищевого продукта мучнистые клубни такки леонтолепестковидной, содержащие очень большое количество (до 25%) крахмала. Клубни очищают от кожуры, натирают и несколько раз тщательно промывают горячей и холодной водой, чтобы удалить содержащееся в них горькое и ядовитое вещество таккалин. Полученный крахмал обычно используют для выпечки хлеба, изготовления пастилы, халвы, для пудингов. Иногда крахмал такки смешивают с другими ингредиентами, например с соком молодого кокосового ореха, и используют для изготовления целебного напитка. В африканских странах употребляют в пищу и мякоть ягод. Правда, едят эти ягоды в основном дети. В Полинезии из волокон стеблей такки леонтолепестковидной делают шляпы и рыболовные сети. Мягкие листья и соцветия такки Шантрье употребляют в пищу, а из корневищ приготовляют лекарство. В Малезии клубневидные корневища *такки пальчатой* (T. palmata) используют как средство от укуса

змей. Такка подорожниковая, растущая в смешанных лесах по берегам рек в Южном Китае и Таиланде, находит применение в китайской народной медицине. Разводят некоторые виды такки и в качестве декоративных растений: фиолетовые и коричнево-пурпурные тона соцветий прекрасно сочетаются с яркой зеленью крупных листьев.

ПОРЯДОК БУРМАННИЕВЫЕ (BURMANNIALES)

СЕМЕЙСТВО БУРМАННИЕВЫЕ (BURMANNIACEAE)

В семействе насчитывается около 18—20 родов и 130 видов однолетних и многолетних трав, которые распространены в тропических и субтропических областях северного и южного полушарий, в северном доходя до Центральной Японии (остров Хонсю) и востока США (Северная Каролина, Иллинойс), на юге до Мозамбика, Тасмании, Новой Зеландии, Парагвая при наибольшей концентрации видов в тропической зоне.

В пределах семейства прослеживается переход от автотрофности к сапрофитизму, и большинство видов семейства являются сапрофитами. Как и другие сапрофиты, они растут на тучной влажной почве среди гниющих листьев и древесины в глубокой тени горных и равнинных влажных тропических лесов. Из сапрофитов только *тисмия американская* (Thismia americana), известная из окрестностей Чикаго, растет среди мхов в открытой прерии. Некоторые виды бурманниевых обитают на заболоченных пространствах, а также по влажным пескам, часто затапливаемым в сезон дождей. Автотрофные бурманниевые встречаются в лесах и на открытых травянистых пространствах. Обычно бурманниевые не образуют больших колоний. Их местонахождения бывают разделены километрами, но возможно также, что эти растения не столько редки, сколько трудно обнаруживаемы. Некрупные травы, едва поднимающиеся над слоем лесного опада, некоторые из них и совсем скрыты от глаз наблюдателя. Это относится, в частности, к *тисмии Родвея* (T. rodwayi) — сапрофитному виду, открытому сначала на острове Тасмания, а позднее найденному также на Австралийском континенте и в Новой Зеландии. Почти весь свой цикл растение завершает под землей, вынося к свету только цветки, наполовину скрытые в гумусе, а иногда и цветение этого растения происходит под землей.

Сапрофитные виды бурманниевых полностью лишены хлорофилла и находятся в симбиозе с грибом, образуя эндотрофную микоризу. Нити мицелия гриба, как паутина, оплетают снаружи подземные органы этих растений и проникают внутрь через эпидерму, заполняя клетки корней и корневищ вплоть до сосудистых пучков. Гифы образуют разветвления и петли в клетках коры, потребляя имеющиеся здесь запасные углеводы, а в более глубоких слоях коры их пузыревидно разбухающие концы сморщиваются и разрушаются и гифы перевариваются, освобождая необходимые растению органические вещества и азот. По наблюдениям К. Мейера (1910), у некоторых бурманниевых, в частности у видов *бурманнии* (Burmannia), переваривание происходит не в особом слое коры, а во всех занимаемых грибом клетках, но в этом случае гифы отмирают частично и постепенно и в клетках старых корней всегда имеются и живые гифы, и комки — остатки переваренных гиф.

Подземными органами бурманниевых являются корневища, короткие или тонкие ветвящиеся, и разветвленная система корней, тонких или толстых червеобразных и нередко клубневидно утолщенных. Стебли их простые или слабо ветвящиеся, у сапрофитов часто окрашенные в желтые, красные, фиолетовые и даже черные цвета. Листья у бесхлорофилльных представителей чешуевидные очередные, а у зеленых видов линейные или мечевидные (рис. 133), похожие на листья злаков, равномерно распределенные по стеблю или чаще сконцентрированные в его нижней части, а иногда образующие прикорневую розетку. Цветки актиноморфные или реже слабозигоморфные, часто крупные по сравнению с величиной всего растения, одиночные или в соцветиях, часто типа завиток. Околоцветник венчиковидный, трубчатый или колокольчатый; трубка иногда снабжена 3 крыльями или выдающимися ребрами, а 3 или все 6 лопастей отгиба имеют разнообразные терминальные придатки. Внутренние лопасти отгиба иногда редуцированы. Тычинок 3 или 6 в двух кругах, они почти сидячие и приросли к трубке венчика или утолщенному кольцу в ее зеве, иногда свисая вниз и срастаясь пыльниками. Связник расширен и часто снабжен придатками у основания или на верхушке, иногда вильчато раздвоен. Пыльники открываются латерально поперечной щелью или интрорзно продольной щелью. Пыльцевые зерна однобороздные или однопоровые, иногда безапертурные. Гинецей из 3 плодолистиков, синкарпный или паракарпный; завязь нижняя, 3-гнездная или 1-

гнездная; столбик на верхушке разделен на 3 ветви, несущие по 1 рыльцу, или рыльца сидячие, иногда сливающиеся в одно. Семязачатки многочисленные, анатропные. Плод — коробочка, иногда крылатая, с сохраняющимся полностью или частично околоцветником, вскрывается поперечным кольцом, створками или неправильно. Семена многочисленные и очень мелкие, едва различимые невооруженным глазом, с эндоспермом или реже без него, с недифференцированным зародышем и рыхлой сетчатой оболочкой.

Цветки бурманниевых часто имеют причудливую форму. У многих видов внутренние доли околоцветника срастаются в колпачок, имеющий форму митры, часто с 3 отверстиями при основании (рис. 132,*2*). На верхушке митра может быть увенчана еще длинным колонновидным придатком. У *тисмии Нептуна* (Thismia neptunis) — маленького, высотой до 2,5 см, сапрофитного растения — единственный цветок похож на трезубец Нептуна (рис. 132,*1*). Внутренние сегменты околоцветника здесь состоят из 3 частей: базальной прямой и короткой, поперечной горизонтальной с крючковидным основанием и расширенным противоположным концом и конечной в виде длинной, вверх торчащей иглы. Наружные доли околоцветника отогнутые нитевидные с треугольным основанием. Окраска цветков белая, голубая, фиолетовая, желтая или блеклая грязновато-красная, коричневая, иногда околоцветник в нижней и верхней частях окрашен в разные тона. На верхушке завязи имеются нектарные желёзки, или нектарники септальные вблизи верхушки завязи. Желёзки, испускающие запах, имеются у некоторых видов на утолщенных концах длинных придатков лопастей околоцветника. Вероятно, этот запах привлекает мясных мух. Цветки имеют и другие признаки сапромиофилии: отверстия, через которые мухи могут заползать внутрь цветка, глубоко расположенные пыльники и рыльца. У некоторых видов выражена протандрия.

Легкие семена распространяются воздушными потоками и, кроме того, по предположению итальянского ученого О. Беккари (1886—1890), земляными червями, которые заглатывают их с землей. Птицы, питающиеся червями, способствуют дальнейшему распространению семян на более далекие расстояния.

Семейство разделяется на 2 трибы — *бурманниевые* (Burmannieae) и *тисмиевые* (Thismieae). Первая характеризуется сохраняющимся при плодах околоцветником, почти сидячими тычинками, пыльники которых растрескиваются поперечной щелью, и длинным столбиком. К этой трибе относят около 10 родов, главными из которых являются широко распространен-

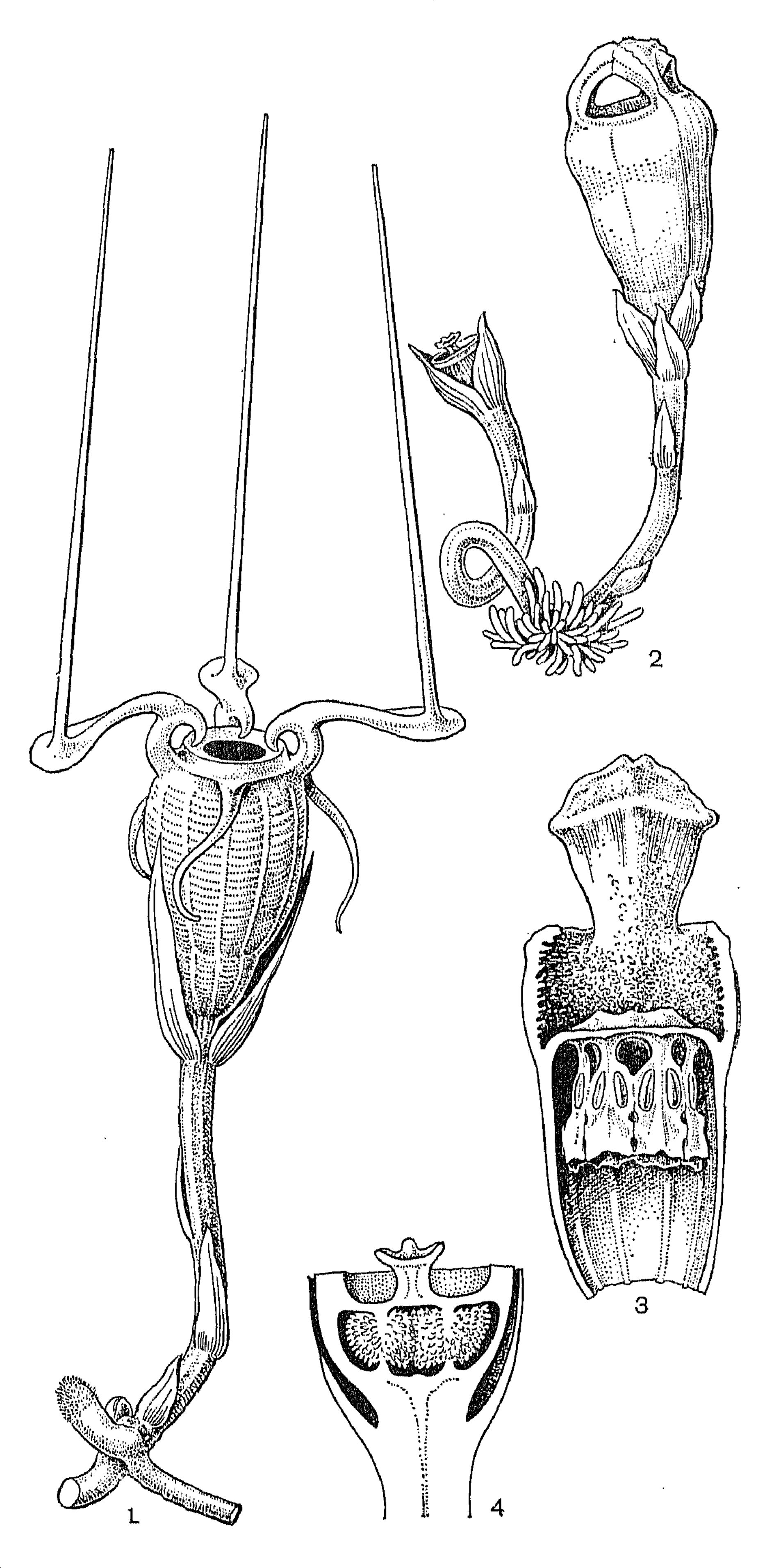


Рис. 132. Бурманниевые.

Тисмия Нептуна (Thismia neptunis): *1* — цветок. Тисмия шафранно-желтая (T. crocea): *2* — растение с распустившимся цветком и более старым цветком, у которого опала верхняя часть околоцветника, отделившаяся кольцом; *3* — верхняя часть цветка в продольном разрезе (видно кольцо тычинок, сросшихся пыльниками); *4* — разрез нижней части цветка.

ные в тропиках и отчасти в субтропиках *бурманния* (Burmannia, рис. 133) с 60 видами и *птихомерия* (Ptychomeria) с 22 видами. Остальные роды неотропические, некрупные, с 1—7 видами. Вторая триба включает 7 родов, имеющих околоцветник, разделяющийся поперечным кольцом, 6 или 3 (у рода *оксигина* — Oxygyne) тычинок, прикрепленных к утолщенному кольцу в зеве околоцветника и свисающих с него вниз, продольно растрескивающиеся пыльники и очень короткий столбик. Лопасти околоцветника у представителей этой трибы почти всегда с придатками. Как и в предыдущей трибе, большинство родов некрупные, с 1—2 видами, с ограниченным распространением, и только в роде тисмия насчитывается 25 видов широко распространенных тропических сапрофитов. Из тисмиевых Эйри Шоу (1952) выделяет монотипный южноиндийский род *гаплотисмия* (Haplothismia) в самостоятельную трибу гаплотисмиевых (Haplothismieae), отличающихся отсутствием кольца в зеве и нераспадающимся на 2 части околоцветником.

Большого хозяйственного значения бурманниевые не имеют. Известно употребление некоторых из них в народной медицине тропических стран.

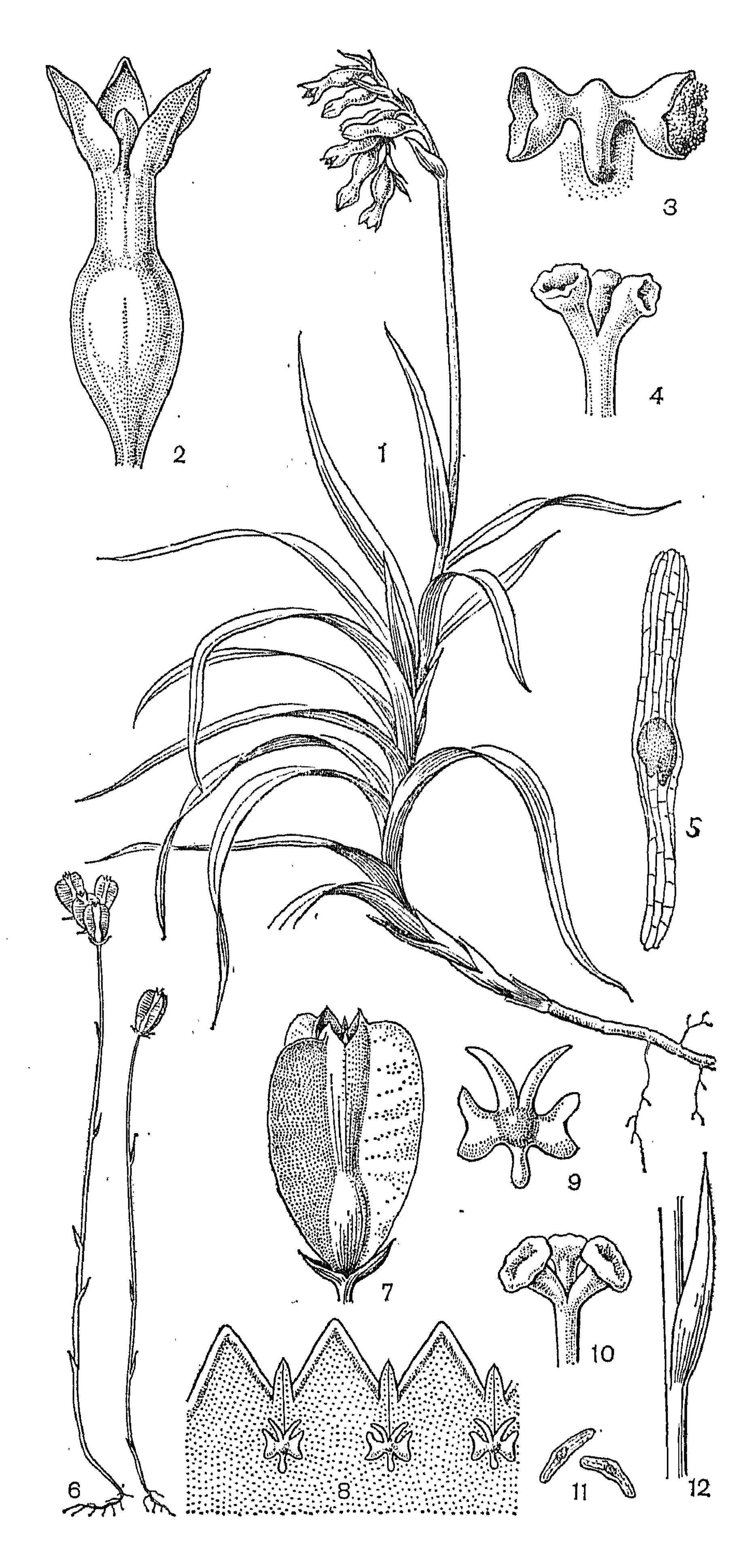


Рис. 133. Бурманниевые.

Бурманния длиннолистная (Burmannia longifolia): *1* — общий вид; *2* — цветок; *3* — тычинка; *4* — столбик с 3 рыльцами; *5* — семя. Бурманния индийская (B. indica): *6* — цветущее растение; *7* — цветок; *8* — развернутый околоцветник; *9* — тычинка; *10* — столбик с рыльцами; *11* — семена; *12* — чешуйка стебля.

СЕМЕЙСТВО КОРСИЕВЫЕ (CORSIACEAE)

Ареалы 2 родов, составляющих семейство корсиевых, разделены Тихим океаном. Род *арахнитис* (Arachnitis) с единственным видом *арахнитис одноцветковый* (A. uniflora) произрастает в Чили, а *корсия* (Corsia, рис. 134) с 26 видами главным образом в Новой Гвинее, только 2 ее вида растут на Соломоновых островах, а 1 — в Северной Австралии. Корсиевые — корневищные или клубневые сапрофиты с невысокими прямыми или восходящими неразветвленными стеблями, покрытыми чешуевидными листьями и заканчивающимися одиночным резко зигоморфным цветком причудливой формы. Цветки обоеполые или однополые с 6-членным околоцветником в 2 кругах. Пять членов околоцветника более или менее равны между собой, а шестой — верхний медианный чашелистик — отличается от них величиной и формой. Тычинок 6, пыльники открываются экстрорзно продольными щелями. Пыльцевые зерна однобороздные. Гинецей из 3 сросшихся плодолистиков, паракарпный; завязь нижняя, 1-гнездная, с 3 выступающими постенными плацентами. Семязачатки многочисленные, крошечные, висячие. Плод — коробочка, с многочисленными мелкими семенами с недифференцированным зародышем и очень скудным эндоспермом.

Виды рода корсия растут в предгорных и горных тропических лесах, наиболее часто на высотах от 900 до 1500 м над уровнем моря. В Новой Гвинее корсия, по данным ван Ройена (1972), отличается высоким эндемизмом, почти на каждом горном хребте растет особый вид.

На сырых местах с толстым слоем гумуса эти невысокие растения, окрашенные в коричневатые или красноватые тона, почти незаметны на подстилке из мертвых листьев, имеющих ту же окраску. Их корни, нитевидные, неветвящиеся, беловатого цвета, простираются под слоем листьев во многих направлениях на значительные расстояния. Подземная часть стебля горизонтальная или вертикальная, одета спирально расположенными чешуями (листовыми влагалищами). Аналогичные чешуи, но более крупные имеются и на надземной части стебля. Цветки корсии обоеполые, расположены в пазухе прицветников.

Основные диагностические признаки, различающие виды корсии, несет в себе наиболее характерная часть цветка — его верхний медианный чашелистик. Очень крупный и ярко окрашенный, он нависает подобно зонтику над остальными членами околоцветника, имеющими удлиненную форму и свисающими в виде пучка (рис. 134), а в бутоне закрывает их как щит. У своего основания этот чашелистик имеет мозолистое утолщение разнообразной формы — в виде подковы, сердцевидное, эллиптическое, треугольное, часто с отходящими от него радиально шишковидными или удлиненными придатками.

Тычинки в нижней части срослись друг с другом и со столбиком, их свободные апикальные части в раскрытом цветке отгибаются назад. Цветки являются, возможно, протандричными, так как только после опадения пыльников вытягиваются столбики и увеличиваются в размерах рыльца. Ван Ройен, однако, считает, что рост столбика и рылец может быть и следствием происшедшего опыления и оплодотворения. Столбик короткий, трехраздельный, с 3 шишковидными рыльцами. Коробочка раскрывается 3 створками, разделяясь на 3 части до самого основания, а раздвоенные плаценты отделяются от стенок и стоят прямо, постепенно распространяя невесомые семена.

Род арахнитис отличается от корсии клубневидными корнями и однополыми цветками, лишенными прицветников. Причудливостью формы цветок арахнитиса напомнил чилийскому ученому Р.А. Филиппи, открывшему это растение в 1864 г., какую-то фантастическую орхидею. К семейству орхидных он и отнес это растение, предположив, что оно является паразитом на корнях деревьев, в густой тени которых растет. Медианный чашелистик у цветков арахнитиса широколанцетный и постепенно заостренный, оба его края завернуты вверх, средняя жилка внутри сильно выдается, а снаружи ей соответствует бороздка. Остальные члены околоцветника линейно-шиловидные, расходящиеся в стороны.

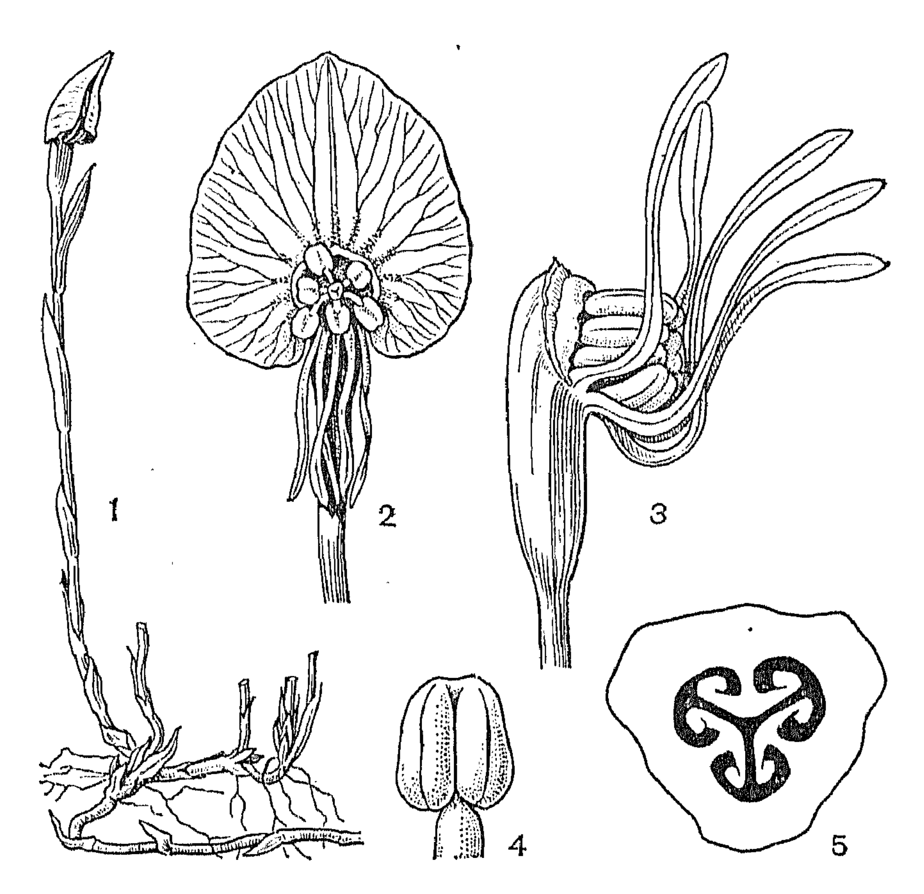


Рис. 134. Корсия украшенная (Corsia ornata):

1 — общий вид; 2 — цветок; 3 — цветок без адаксиального сегмента околоцветника; 4 — тычинка; 5 — поперечный разрез завязи.

В мужских цветках имеется 6 тычинок с короткими цилиндрическими мясистыми нитями и треугольными пыльниками и рудиментарный пестик.

В женских цветках — шаровидная завязь с 3 коническими короткими столбиками, заканчивающимися бородавчатыми рыльцами, и стаминодии в виде чешуек, иногда с пыльниками. Изредка у арахнитиса встречаются и обоеполые цветки. Зрелая коробочка отгибается вниз, раскрывается 3 створками у верхушки.

Корсиевые близкородственны буманниевым и раньше причислялись к ним в качестве трибы. Они достаточно хорошо отличаются от бурманниевых зигоморфным цветком, несросшимся околоцветником, тычинками, не прирастающими к околоцветнику, экстрорзными пыльниками.

ПОРЯДОК ОРХИДНЫЕ (ORCHIDALES)

СЕМЕЙСТВО ОРХИДНЫЕ (ORCHIDACEAE)

Это крупнейшее среди однодольных семейство, насчитывающее около 750 родов и от 20 000 до 25 000 видов (Р. Л. Дресслер, 1981), а по некоторым данным, гораздо больше — до 800 родов и 35 000 видов. Природа щедро одарила это семейство необычайной красотой и разнообразием цветков (см. табл. 28—41), изумляющих людей с древнейших времен и до наших дней. Поэты посвящали орхидеям стихи, художники изображали их на своих полотнах, ботаники давали им имена богинь и красавиц.

Орхидные — космополиты. Они встречаются почти во всех пригодных для обитания растений областях земли, от Швеции и Аляски на севере до Огненной Земли и субантарктического острова Маккуори на юге. Но большинство их сосредоточено в тропических широтах, особенно в тропической Америке и Юго-Восточной Азии. Здесь, в областях с коротким сухим сезоном и высоким уровнем осадков они находят наиболее благоприятные условия для своего роста. По данным Р. Л. Дресслера (1981), в тропической Америке встречается 306 родов и 8266 видов орхидных, в тропической Азии — 250 родов и 6800 видов. Своеобразие флоры орхидных на разных континентах — характерная черта их распространения. К Азии приурочено большинство видов такого крупного рода, как *дендробиум* (Dendrobium, 1400 видов), родов *целогина* (Coelogyne, 200 видов), *фаленопсис* (Phalaenopsis, 35 видов), *ванда* (Vanda, 60 видов) и др. Тропическая Америка является родиной таких широко известных в культуре орхидных, как *каттлея* (Cattleya, 60 видов), *эпидендрум* (Epidendrum, 500 видов), *одонтоглоссум* (Odontoglossum, 200 видов) и др. Большое количество эндемичных родов и видов встречается в Африке, на Мадагаскаре, в Австралии и Новой Гвинее. И только относительно немногие роды, как *бульбофиллум* (Bulbophyllum, свыше 1000 видов), имеют очень широкое распространение на разных континентах. В умеренном поясе флора орхидных гораздо беднее, чем в тропических широтах. По данным Ф. Г. Бригера (1971), на умеренные широты северного полушария приходится только 75 родов (10% от общего количества) и 900 видов (4,5%). Еще меньше — 40 родов и 500 видов — встречаются в южном умеренном поясе. Во всей Европе насчитывается 120 видов орхидных, в Северной Америке к северу от Мексики — 170 видов, тогда как только на востоке Новой Гвинеи — свыше 1450 видов орхидных, на небольшой территории Малайи — 800 видов, а в Колумбии — 1300.

Растут орхидные повсюду: от склонов самых высоких гор до лесных просторов равнин, от болот и водоемов до сухих степей и пустынных оазисов. В Колумбии некоторые орхидные живут в нетающих снегах гор, в Австралии растут под землей. Большое разнообразие их видов наблюдается во влажных горных лесах, особенно в лесах пояса облаков и туманов. Большинство орхидных не поднимается выше 2000 м над уровнем моря, но некоторые встречаются у верхней границы леса и даже достигают высоты 5000 м над уровнем моря.

В умеренных областях орхидные — многолетние наземные травы с подземными корневищами или клубнями, обычно скромными и неброскими цветками. Порой они не сразу заметны на лесных опушках и полянках, в зарослях кустарников, лиственных и хвойных лесах, а иногда резко выделяются яркими свечками соцветий среди зелени равнинных и горных лугов и болот. Некоторые из видов орхидных умеренного и тропического пояса принадлежат к общим родам и сходны между собой по облику. Таковы *герминиум* (Herminium), *лесняк*, или *липарис* (Liparis), *мякотница* (Malaxis) и др. Но большинство тропических видов мало похожи на своих скромных собратьев из умеренной зоны прежде всего потому, что значительная часть их — эпифиты.

Стебли наземных и особенно эпифитных орхидей чаще всего характеризуются симподиальным ростом. Растение представляет собой систему многолетних побегов, плагиотропные (горизонтальные) части которых образуют корневище, покрытое обычно чешуевидными листьями, а ортотропные (вертикальные) части с нормальными и чешуевидными листьями возвышаются над субстратом. Верхние из чешуевидных листьев корневищ несут почки возобновления, вырастающие в новый побег, когда рост главного побега прекращается в результате формирования верхушечного соцветия или отмирания верхушечной почки.

Гораздо реже встречается у орхидных моноподиальный рост (упрощенная схема обоих типов роста изображена на рисунке 135). Некоторые виды с медленным моноподиальным ростом, например из рода фаленопсис (табл. 35, *2*), имеют короткий стебель со сближенными листьями. У других же при неограниченном росте главной оси, характерном для моноподия, стебель может вырасти очень длинным. Такие растения неспособны сохранять вертикальное положение и переходят к лазающему образу жизни. Настоящие лазающие орхидеи характерны для тропических родов *ванда* (Vanda, табл. 38, *3*), *арахнис* (Arachnis), *онцидиум*

(Oncidium, табл. 37, *3*, 41, *1*) и др. Стебли этих растений вырастают вверх на значительную высоту, развивая большое число воздушных корней, укрепляющих растения на опоре с помощью корневых волосков, которые они образуют при соприкосновении с субстратом. Таким способом растения-эпифиты добираются до вершин деревьев и выносят на свет свои цветки. К корнелазающим орхидеям принадлежат и представители рода *ваниль* (Vanilla), в том числе и известная лиана — *ваниль плосколистная* (V. planifolia), выращиваемая в культуре (рис. 154). Междоузлия ванили сильно удлиняются раньше, чем развиваются листья. Развитые листья косо отстоят от стебля и как крючки закрепляют побег на дереве. Затем с противоположной листу стороны узла развивается в направлении к субстрату по одному быстрорастущему воздушному корню, которые все вместе, плотно цепляясь за опору, продвигают лиану в кроне дерева.

Облик эпифитных орхидей, к которым принадлежит значительная часть тропических видов, очень разнообразен: от крошечных, едва различимых на ветвях деревьев растеньиц с невзрачными цветками, каковыми являются, например, виды азиатско-австралийского рода *тениофиллум* (Taeniophyllum) или центральноамериканская *платистела юнгерманниевидная* (Platystele jungermannioides), до пышных крупнолистных и крупноцветковых представителей американского рода онцидиум со свисающими соцветиями длиной несколько метров. Мимо одних из них путешественник проходит равнодушно или не заметив, другие заставляют его остановиться в изумлении. «Едва ли возможно вообразить что-либо более прекрасное,— писал о мадагаскарском эпифите *ангрекуме полуторафутовом* (Angraecum sesquipedale) немецкий ботаник В. Раух (1962), — чем дерево в девственном лесу, покрытое множеством этих величественных белых длинношпорцевых цветков, от которых к вечеру исходит сильный аромат ванили».

Эпифитные орхидеи можно встретить в районах как с ровным тропическим климатом без резких сезонных изменений, так и с муссонным климатом с выраженным сухим сезоном. Они поселяются на деревьях дождевого леса и саванны, в горных кустарниковых зарослях и в холодных лесах пояса облаков и туманов, при ярком солнечном освещении и в глубокой тени, одиночно и крупными колониями, повисая на ветвях деревьев над текучей водой. Некоторые из них вступают в союз с древесными муравьями и растут на их гнездах у вершин деревьев в «муравьиных садах», защищенные от всех посягательств (в том числе и ботаников) своими воинственными друзьями.

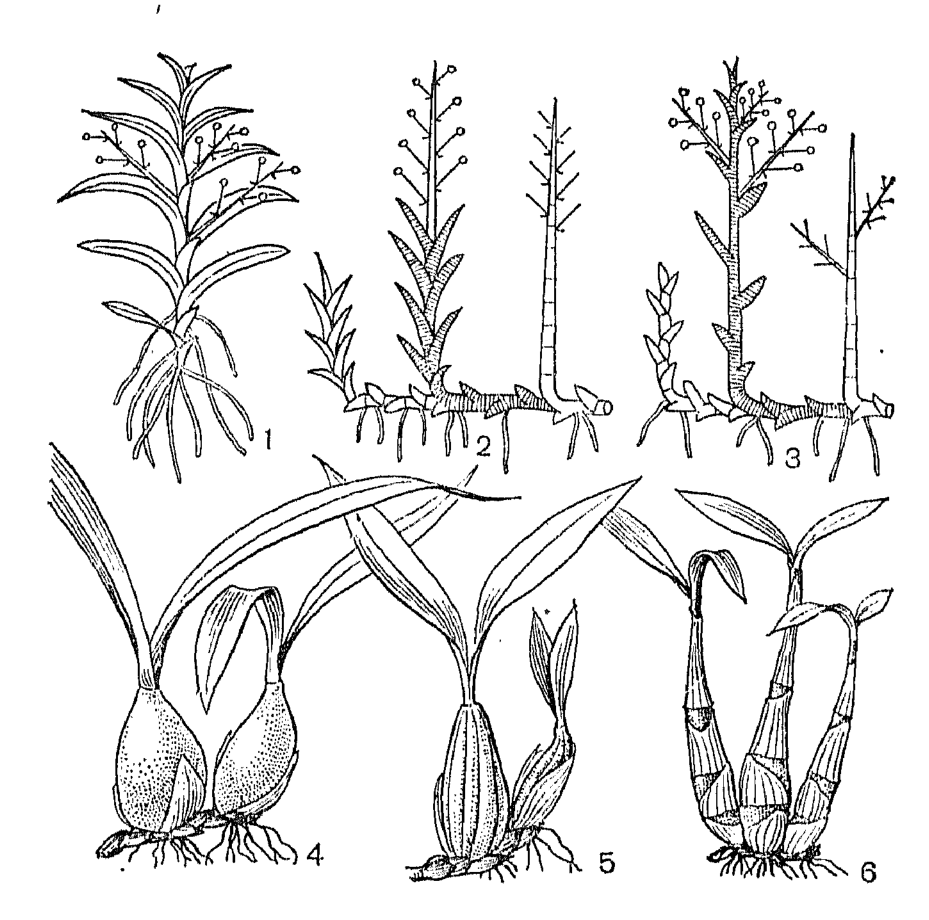


Рис. 135. Орхидные. Схема типов ветвления и псевдобульбы:

1 — моноподиальная форма роста; *2* — симподиальная форма роста с конечным соцветием; *3* — то же с боковым соцветием. Одночленные псевдобульбы: *4* — целогина гребенчатая (Coelogyne cristata); *5* — целогина повислая (C. flaccida). Многочленные псевдобульбы: *6* — дендробиум Кинга (Dendrobium kingianum).

Семена этих растений содержат капли масла, а утолщенные стебли иногда бывают полыми с отверстиями у основания, через которые вползают муравьи.

Большинство эпифитных орхидей могут расти на разных деревьях, а кроме того, еще и на скалах, но у некоторых существует строгая приверженность к одному виду. Так, из 3000 видов деревьев на Филиппинах *фаленопсис Шиллера* (Phalaenopsis schillerana, табл. 35, *2*) чаще всего выбирает дерево из семейства липовых — диплодискус метельчатый (Diplodiscus paniculata), а *цимбидиелла Умбло* (Cymbidiella humblotii) на Мадагаскаре всегда растет в заполненных гумусом щелях у основания листьев пальмы рафии муконосной (Raphia farinifera). Но сколь ни велик диапазон условий обитания эпифитных орхидных, они почти не выходят за пределы тропиков. Самой северной эпифитной орхидеей западного полушария считается *эпидендрум комариный* (Epidendrum conopseum), встречающийся в буковых и магнолиевых лесах на юго-востоке Северной Америки, а в восточном полушарии, в Японии (о. Хонсю), на тех же широтах встречаются виды дендробиума. Еще севернее, на 39° с. ш., там же, в Японии, растет *сакколабиум матсуран* (Saccolabium matsuran).



Рис. 136. Дендробиум Кинга (Dendrobium kingianum):

1 — *общий вид*; *2* — цветок; *3* — разрез цветка; *4* — поллинии (*чшл* — чашелистик, *г* — губа, *к* — колонка, *нк* — ножка колонки).

Все эпифиты развивают воздушные корни (рис. 136), одетые толстым слоем гигроскопической ткани из мертвых клеток, заполненных воздухом и способных впитывать не только дождевую воду, но и утреннюю росу и просто влагу из атмосферы, подобно промокательной бумаге. Иногда часть воздушных корней (у онцидиумов, например) образует подобие бороды, свисающей с деревьев, или густые сплетения, похожие на гнезда, в которых собирается гумус. Более мощные и толстые из них у лазающих орхидей — ванды или ангрекума — могут достигать земли и функционировать как нормальные корни. Для перенесения неблагоприятного периода эпифиты сбрасывают листья частично или полностью и, кроме того, запасают воду в сочных листьях и стеблях. Но главными водозапасающими органами служат у них утолщенные верхушечные части отрезков стебля, которые часто имеют форму луковиц и называются псевдобульбами (реже надземными или воздушными клубнями, туберидиями и пр.). В псевдобульбу превращается одно или несколько междоузлий, а иногда бывает утолщена вся ортотропная часть побега (одночленные и многочленные псевдобульбы изображены на рисунке 135). По величине псевдобульбы варьируют от небольших, с булавочную головку (виды бульбофиллума), до шаровидных, с голову ребенка (у *перистерии высокой* — Peristeria elata). По форме они могут быть веретенообразными, округлыми, удлиненными, плоскими, как лепешки, или цилиндрическими. Состоят они из мягких слизесодержащих тканей, а снаружи покрыты толстостенной эпидермой, уменьшающей испарение. У некоторых бульбофиллумов на верхушке псевдобульбы имеется полость с боковым отверстием, закрытым чешуевидным листом. В полости располагаются устьица, через которые осуществляется газообмен с атмосферой, и псевдобульба может функционировать как фотосинтезирующий орган. Псевдобульбы и скрытые в субстрате клубневидные утолщения стеблей развивают и многие наземные орхидные, растущие в муссонном климате с засушливым периодом, и даже некоторые орхидные умеренной зоны, как, например, *калипсо* (Calypso, рис. 137). У ряда других видов умеренной зоны и субтропиков (*ятрышник* — Orchis, *офрис* — Ophrys, *любка* — Platanthera, *диурис* — Diuris и др.) запасающую функцию выполняют аналогичные образования корневой природы — подземные корневые клубни. У австралийских диуриса, *коризантеса* (Corysanthes) эти клубни образуются на столонах, отходящих от вертикального побега и растущих сначала горизонтально под землей, а затем, изгибаясь, выходящих на поверхность. В местах изгиба дифференцируется точка роста корня, который затем преобразуется в клубень. У ятрышника, любки, офриса под землей находятся 2 клубня (рис. 138). Один увядающий, мягкий, питательные вещества которого используются надземным побегом этого года и который к концу сезона темнеет и отмирает. Второй — молодой и твердый, с паренхимой, заполненной углеводами. Он погружается в почву с помощью столона и из него вырастает побег в следующем году. Согласно А. Кернеру фон Марилауну (1891), расположение клубней орхидных под землей характеризует в Средней Европе уровень промерзания почвы. У многих других орхидей запасающими органами могут также служить корневища, листья и утолщенные различным образом корни.

Большинство наземных и эпифитных орхидей являются автотрофными растениями с зелеными листьями, в которых осуществляется фотосинтез. У некоторых эпифитных орхидей фотосинтезируют также и зеленые стебли, цветки и нередко воздушные корни. У видов фаленопсиса, безлистного тениофиллума и многих других корни являются главными фотосинтезирующими органами. Они плоские, зеленые и достигают, стелясь по субстрату, значительной длины. У многих орхидных с суккулентными листьями устьица открыты только ночью, когда влажность воздуха более высокая и через открытые устьица не происходит большой

потери воды. Углекислый газ из насыщенной им атмосферы поступает в ткани растения и запасается там в виде молочной кислоты. Днем он освобождается и используется в фотосинтезе, происходящем при закрытых устьицах. Но среди эпифитных и наземных орхидей существует немалое количество видов, полностью утративших способность к фотосинтезу и ставших микотрофными. Симбиоз с эндофитными грибами свойствен всем орхидным на ранней стадии развития (речь об этом пойдет ниже), но только некоторые из них полностью зависят от грибов в течение всей своей жизни. Такие утратившие зеленые листья орхидеи поселяются на гниющих органических остатках, которые они, однако, не в состоянии усвоить сами и из которых извлекают необходимые для них соединения с помощью грибов. Гифы грибов проникают в живые клетки корней и корневищ и отчасти перевариваются растением, которое усваивает содержащиеся в них углеводы.

Большинство сапрофитных (или, точнее, микотрофных) орхидей — не очень крупные растения, как, например, виды *леканорхиса* (Lecanorchis) — обычного сапрофита в Юго-Восточной Азии, с тонкими и довольно хрупкими стеблями. Но некоторые бывают длиной 1 м и более, а виды *галеолы* (Galeola), лазающей сапрофитной орхидеи, распространенной от Восточных Гималаев до Австралии, достигают в длину 40 м и, подобно ванили, поднимают высоко на деревья и крыши домов свои коричневые стебли с красноватыми чешуевидными листьями.

К числу микотрофных орхидей принадлежат 2 замечательных австралийских вида: *ризантелла Гарднера* (Rhizanthella gardneri) и *криптантемис Слетера* (Cryptanthemis slateri). Обе эти орхидеи лишены листьев и корней и живут под землей. Они были открыты случайно (при расчистке и распашке фермерами участков своих земель) — ризантелла в 1928 г., а криптантемис три года спустя. Криптантемис — некрупная орхидея с белыми цветками, располагающимися под землей на глубине 2 см, с тех пор больше никем не была обнаружена и, возможно, уже исчезла, а колония ризантеллы после большого перерыва вновь была найдена в 1979 г. в 30 милях от Перта и взята под охрану. Эта колония состоит из очень маленьких растеньиц, несущих на верхушке хрупких и сочных подземных стеблей головки из крошечных суккулентных красных цветков, заключенных в обертку из кремоватых прицветников. Внешне соцветия напоминают соцветия маргаритки или другого сложноцветного. От корневищ отходят под землей боковые ветви с недоразвитыми цветками. Ризантелла цветет под землей, но близко к поверхности почвы. По

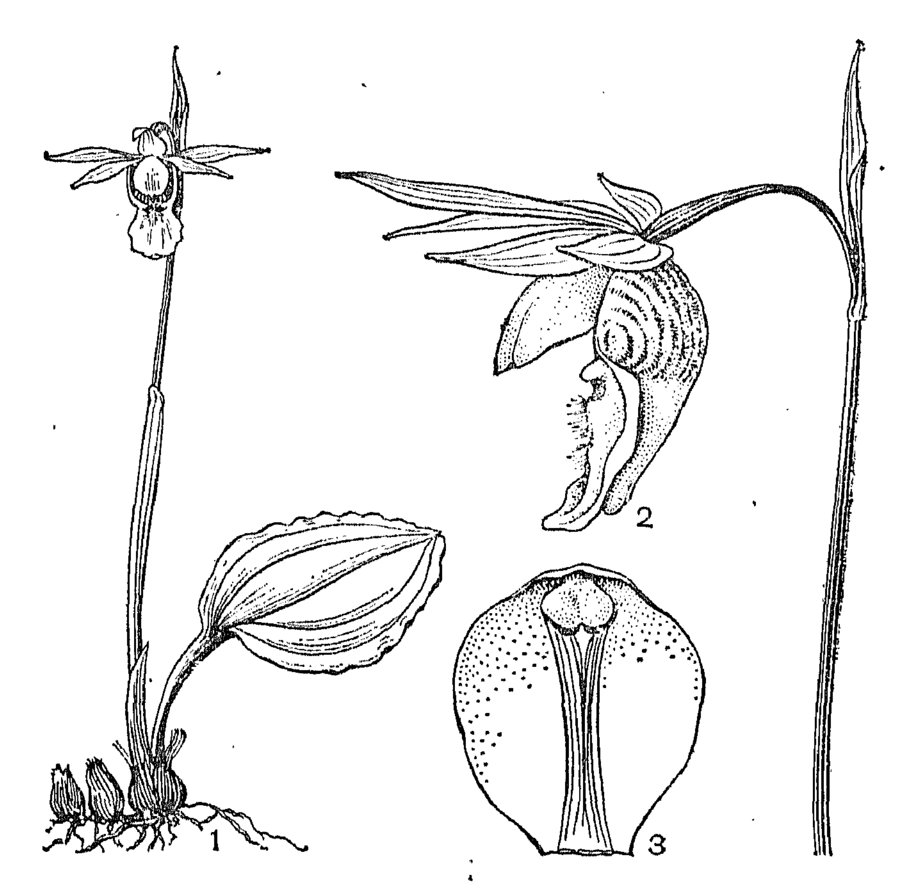


Рис. 137. Калипсо луковичная (Calypso bulbosa):

1 — общий вид; *2* — цветок; *3* — колонка.

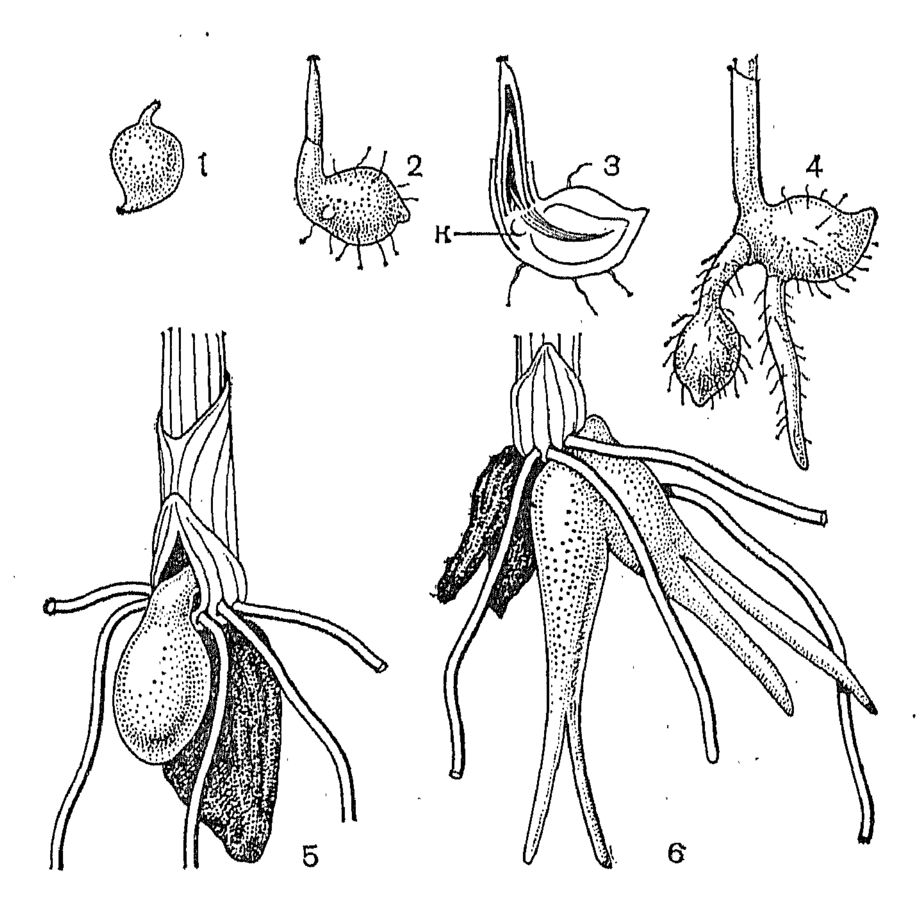


Рис. 138. Развитие подземных органов ятрышника *шлемоносного* (Orchis militaris) и корневые клубни пальчатокоренника широколистного (Dactylorhiza latifolia:

1 — зародышевый клубень; *2* — заложение первых листьев и первого корня; *3* — продольный разрез проростка, показывающий заложение первого корневого клубня (*к*); *4* — проросток следующей весной с корневым клубнем, погружающимся в почву; *5* — подземные органы взрослого растения: старый (темный) корневой клубень, несущий побег этого года, и молодой, из почки которого разовьется побег в следующем году; *6* — корневые клубни пальчатокоренника широколистного.

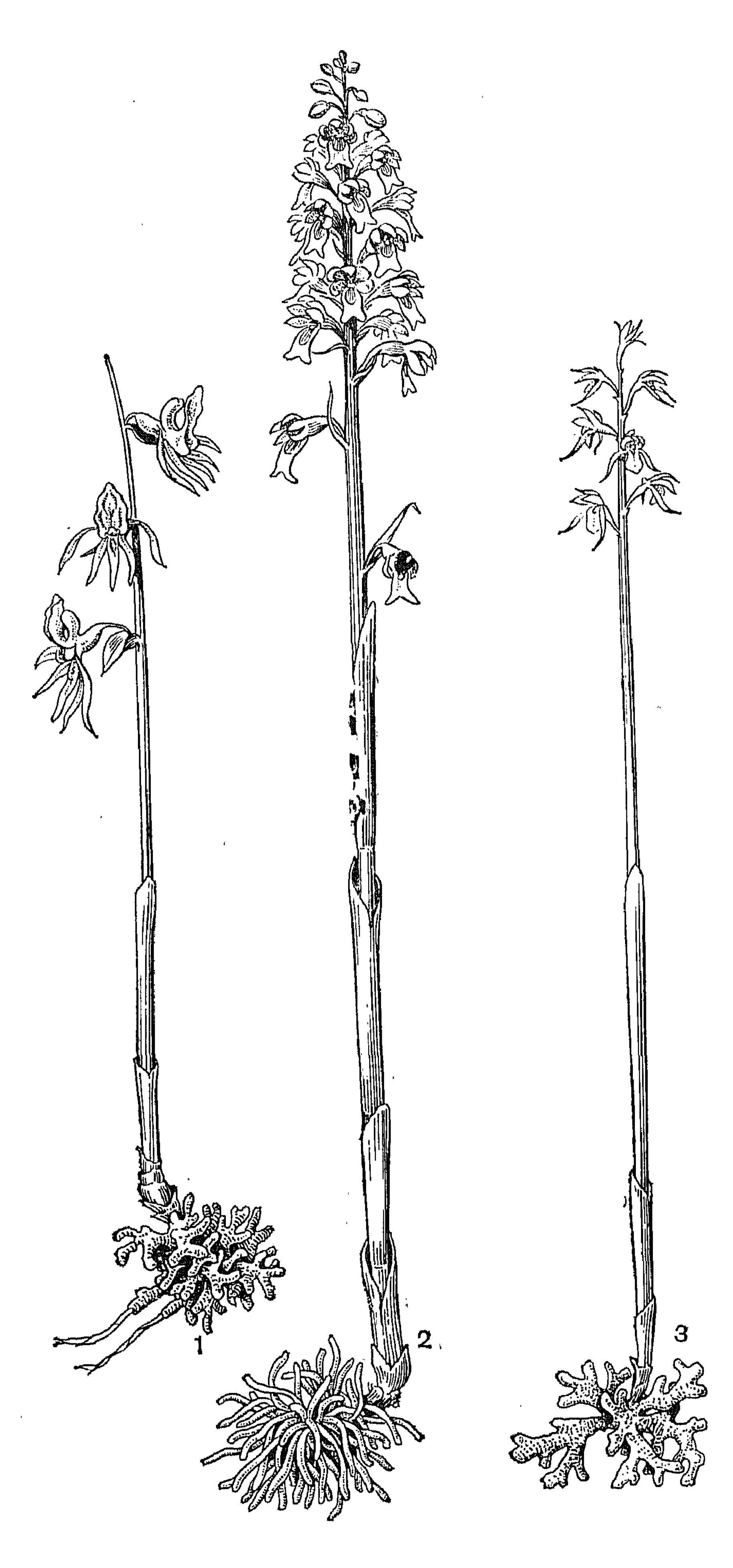


Рис. 139. Сапрофитные орхидные:

1 — надбородник безлистный (Epipogium aphyllum) с разветвленными корневищем и подземными столонами; *2* — гнездовка обыкновенная (Neottia nidus-avis) с подземным корневищем, густо обросшим толстыми корнями; *3* — ладьян трехнадрезный (Corallorhiza trifida) с коралловидным корневищем.

мере того как прицветники вытягиваются, они выталкивают вверх тонкий слой опавших листьев и земли, образуя заметный холмик на поверхности почвы, и в конце концов цветок с завязавшимся плодом выносится на воздух, где коробочки вызревают и рассеивают семена. Цветки ризантеллы издают сладковатый запах, привлекающий каких-то живущих в почве опылителей, по предположению П. Бернгарда (1980), жуков. Жуки, по-видимому, вползают через отверстия между прицветниками в соцветие, и, пытаясь найти выход, прикрепляют к себе и уносят поллинии.

Как и другие бесхлорофилльные орхидеи, эти подземные растения живут за счет деятельности грибов, но особенность здесь состоит в том, что союз этот составлен не двумя, а тремя компонентами. Гифы грибов видов аспергилла (Aspergillus) глубоко проникают в стебель ризантеллы через волоски на нем, а другим своим концом они связаны с гниющими пнями растения из семейства миртовых мелалеуки крючковатой (Melaleuca uncinata). Из этих пней они всасывают углеводы и минеральные соли, все еще содержащиеся там, и доставляют их в клетки орхидеи. Такой же сложный союз был отмечен и у второй подземной орхидеи — криптантемиса: гриб, который инфицирует эту орхидею, связан не только с ней, но и с корнями еще одного растения — автотрофной орхидеи *диподиума точечного*, или *орхидеи-гиацинта* (Dipodium punctatum). Возможно, здесь наблюдается непрямой (посредством гриба) паразитизм, отмеченный также и у некоторых эпифитных орхидей.

Микотрофные орхидеи в наших широтах также не редкость. В тенистых хвойных и лиственных лесах умеренной Евразии нередко можно встретить цветочные стрелки желтовато-бурых с медовым запахом цветков *гнездовки обыкновенной* (Neottia nidus-avis, рис. 139, табл. 30, *1*). Подземная часть ее состоит из корневища, обросшего множеством переплетающихся толстых корней, образующих подобие птичьего гнезда. Корневище служит запасающим органом и отчасти, как и корни, заражается грибом, поставляющим растению углеводы и азот из перегноя. Для формирования корневища требуется около 10 лет, только после этого оно выбрасывает недолго живущую цветочную стрелку. Соцветию не всегда удается пробиться сквозь почву и подстилку, и цветки на такой искривленной, обвившейся вокруг себя стрелке иногда развиваются прямо в слое перегноя. И семена иногда прорастают прямо в невыходящей на поверхность коробочке. У *ладьяна трехнадрезного* (Corallorhiza trifida, табл. 30, *2*) и хрупкого желтостебельного *надбородника безлистного* (Epipogium aphyllum), редких лесных и болотных микотрофных

орхидей северной умеренной зоны, подземная часть представляет собой разветвленное корневище, у ладьяна коралловидное, а у надбородника еще с отходящими от него столонами, из конечных почек которых развиваются новые растения (рис. 139).

Нередко грибами бывают заражены и растения с зелеными листьями. У *гудайеры ползучей* (Goodyera repens), например, часто вся подземная система бывает оплетена грибом. В чем состоит роль гриба в этом случае, остается недостаточно ясным. По предположению Э. Холтума (1953), гриб, возможно, разлагая гумус, снабжает растение минеральными солями, от недостатка которых особенно страдают эпифиты и без которых они не могут строить сложные органические соединения. И, возможно, «в обмен» растение делится с грибами частью углеводов, которые оно синтезирует.

Орхидеи не проявляют строгой специфичности по отношению к грибам, и один и тот же гриб может заражать несколько их видов. Но грибы неодинаково вирулентны по отношению к разным видам орхидных. Большинство грибов, поражающих их, относится к несовершенным грибам, главным образом, к роду ризоктония (Rhizoctonia). Некоторые микотрофные орхидные, как *дидимоплексис* (Didymoplexis) и *гастродия* (Gastrodia), бывают поражены высшими базидиомицетами, а японская *гастродия высокая* (G. elata) находится в плодотворном симбиозе с разрушительным паразитом деревьев опенком из рода клитоцибе (Clytocybe).

На ранних стадиях развития все орхидные являются облигатно микотрофными. Их необычайно мелкие семена с недифференцированным зародышем не содержат никаких пищевых запасов, необходимых зародышу для роста, и неспособны прорастать без дополнительного источника питания. Почти все попытки вырастить орхидеи из семян заканчивались неудачей, пока французский ученый Н. Бернар (1899), изучавший микотрофную орхидею гнездовку, не обнаружил проросшие семена в ее подземных плодах и не предположил, что грибы играют какую-то роль в их прорастании. Позднее, в начале XX в. Н. Бернар и немецкий ученый Г. Бургефф подтвердили это экспериментально. Семя начинает разбухать и увеличиваться в размере, как только оно попадает на подходящий субстрат. Этому способствует легкость проникновения воды через рыхлую семенную оболочку. Возникает зародышевый клубень (рис. 138) с корневыми волосками на обращенной к субстрату поверхности. На этом развитие останавливается, так как ассимиляционной деятельности зародыша недостаточно для его дальнейшей дифференциации. Нити гриба проникают в зародыш со стороны суспензора, и, как в случае с сапрофитами, обеспечивают растущий зародыш органическим питанием (рис. 140). Иногда гриб становится паразитом и убивает зародыш, но в большинстве случаев между ними устанавливается физиологическое равновесие и начинается дифференциация зародышевого клубенька с формированием с верхней стороны конуса нарастания побега и заложением первого адвентивного корня. С развитием листьев, адвентивных корней и пазушных побегов завершается формирование проростка, а до развития взрослого цветущего растения проходят годы, иногда более 10 лет.

Гриб внедряется в периферическую зону зародыша или корней и корневищ (у взрослых орхидей), но не проникает за пределы этой зоны. Предполагают, что свободные от гриба зоны роста зародыша и клетки корневых клубней выделяют какие-то вещества с избирательным фунгицидным действием, не позволяющие нитям гриба проникать внутрь. Во внутренние участки коры корневища и корней они не проходят благодаря наличию слоев крупных крупноядерных, похожих на фагоциты, клеток, переваривающих грибные нити. В результате переваривания гриб теряет свою структуру, в клетках остается только бесформенная грибная масса, а освобождающиеся органические вещества используются растением. Не исключается возможность и прямого обмена веществами между двумя симбионтами через ненарушенные мембраны гриба.

По мнению Ж. Магру (1949), именно заражение грибом вызывает тот особый, характерный для корней и зародышей орхидных способ роста, приводящий к образованию клубней, и явление это есть не что иное, как скрытое грибковое заболевание, которое стало необходимым для их развития. По выражению У. Стерна (1960), орхидея состоит из двух растений и «носит прекрасные одежды наверху, но зависит от невидимого слуги внизу».

Семейство орхидных имеет много своеобразных черт, отличающих его от других семейств цветковых растений, как в строении репродуктивных, так и вегетативных органов. Как уже говорилось, корни орхидных придаточные, покрыты губчатой тканью, которая образуется в результате многократных клеточных делений эпидермиса, параллельных поверхности. Благодаря наличию воздуха в клетках, этот защитный покров (веламен) имеет белый или серый цвет. В веламене иногда поселяются сине-зеленые водоросли, вероятно, фиксирующие азот. В корнях развита механическая ткань, они трудно поддаются разрыву и удерживаются на опоре, даже если веламен разрушен. Корни и наземных и эпифитных орхидей иногда утолщаются и видоизменяются благодаря развитию

в них водозапасающей ткани или уплощаются в связи с принятием на себя функции фотосинтеза.

Листья орхидных простые, тонкие, или мясистые, влагалищные, или стеблеобъемлющие, очередные, двурядные, а иногда и супротивные, часто с выраженным сочленением пластинки и влагалища листа. Они очень различны по форме и величине: от довольно редко встречающихся крупных округлых (у австралийской *нервилии* — Nervilia), глубоколопастных (*ацианта* — Acianthe) или длинных ремневидных (у многих наземных орхидей с моноподиальным ростом) и даже цилиндрических (у *брассаволы*— Brassavola) до очень маленьких чешуевидных, едва различимых в лупу (у некоторых видов бульбофиллума, тениофиллума). У австралийской *телимитры спиральной* (Thelymitra spiralis) листья вьющиеся. В большинстве своем листья зеленые, но встречаются и пестролистные орхидеи (*анектохилус* — Anoectochilus, табл. 39, *2*, виды фаленопсиса и др.). Листья располагаются либо на верхушке псевдобульбы по одному (у бульбофиллума) или по нескольку, либо отходят от боковых узлов стебля. На побеге обычно встречается два типа листьев: чешуевидные и нормальные. Иногда листья сближены на коротком стебле или даже образуют прикорневую розетку. Тонкие листья растение обычно сбрасывает на засушливый сезон, толстые и кожистые существуют по нескольку лет, у некоторых видов рода ванда (табл. 38, *3*) — до 15. Как отголосок тропической природы орхидных можно рассматривать то, что в умеренной зоне листья некоторых орхидей уходят под снег зелеными (например, листья гудайеры ползучей или формирующиеся к осени единственный лист калипсо и розетки листьев видов ятрышника и офриса).

Соцветия орхидных развиваются либо после формирования листьев и псевдобульб, либо опережают их, либо появляются одновременно с ними. Располагаются они верхушечно на побеге или формируются в пазухах листьев главного побега, причем большинство высших орхидных имеют боковые соцветия. У моноподиальных орхидных соцветия всегда боковые. Основной тип соцветия, характерный для орхидных,— кисть, с цветками в пазухах прицветников, с цветоножками, часто незаметно переходящими в завязь. Кисть претерпевает различные изменения. В результате сильного укорочения ее оси возникает ложный зонтик (у *цирропеталума украшенного* — Cirrhopetalum ornatissimum, табл. 37, *1*, 41, *5*). При укорочении цветоносов без укорочения оси возникают колосовидные соцветия ятрышников, гнездовки и др. При уплощении и утолщении оси развиваются головковидные соцветия некоторых тропиче-

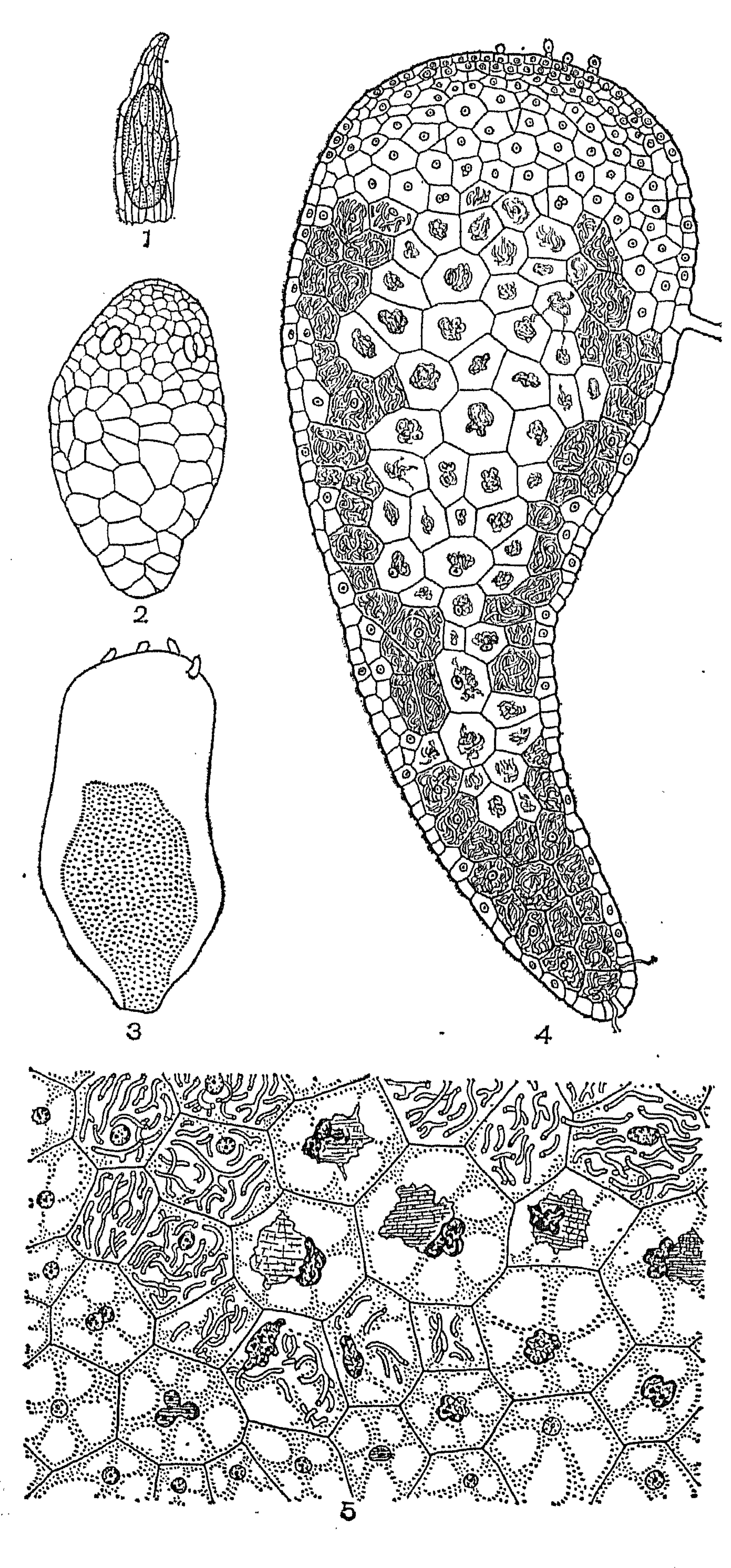


Рис. 140. Развитие орхидеи из рода фаленопсис (Phalaenopsis):

1 — семя; *2* — зародыш через 3 месяца после посева; *3* — схема разреза зародыша через 10 дней после заражения грибом ризоктонией плесневидной (Rhizoctonia mucoroides); *4* — продольный разрез зародыша через 50 дней после заражения грибом; видны здоровые клубочки нитей мицелия и тела вырождения, образовавшиеся в результате переваривания гриба; *5* — микроскопическая картина среза зараженного участка проростка; видны различные стадии переваривания клубков нитей мицелия.

ских видов *малаксиса* (Malaxis) или других видов цирропеталума. При винтообразном скручивании оси появляются спиралевидные соцветия *спирантеса* (Spiranthes). Нередко соцветие метельчато ветвится и достигает больших размеров. Рекордную величину соцветия — до 5 м — имеет американский *онцидиум вольвоксовый* (Oncidium volvox). Иногда в результате редукции в соцветии развивается только одна боковая ветвь с единственным цветком или только один цветок в кисти — тогда говорят об «одиночных» цветках орхидей.

В основе строения цветка орхидных лежит трехчленный лилейный тип, претерпевший редукцию числа частей и значительные изменения в их структуре. Основной план строения цветков разных групп орхидей, демонстрирующий постепенные изменения от лилейного типа до однотычинкового цветка, представлен на рисунке 141. Цветки имеют 3 чашелистика, часто лепестковидные, обычно сходные между собой, но иногда 2 латеральных или 1 дорсальный отличаются от других по форме; изредка 2 или все 3 чашелистика срастаются между собой. Из 3 лепестков у подавляющего большинства орхидных средний сильно отличается от остальных, имеет специфическую функцию в опылении и называется губой (лабеллум). Губа, которая обычно крупнее других членов околоцветника, может быть цельной, лопастной, бахромчатой, рассеченной на множество тонких нитей, разделенной на 3 различающиеся по форме части (эпихилий, мезохилий, гипохилий). Поверхность ее может быть гладкой или с разнообразными выростами, папиллами, бородавками, гребнями. Кроме того, губа нередко несет нектарник в виде шпорца или продольной бороздки, ямки. Строение губы столь своеобразно, что некоторые ученые приписывают ей сложное происхождение в результате срастания разных элементов цветка. Ч. Дарвин (1862) считал ее возникшей путем срастания одного лепестка и двух лепестковидных тычинок наружного круга, а некоторые современные авторы, как Э. Нельсон (1967), полагают, что медианный лепесток выпал, а губа — результат срастания трех членов андроцея, принадлежащих разным кругам.

Из 6 двухкруговых тычинок, характерных для лилейных, у немногих примитивных орхидных еще сохраняются 3, из них 1 тычинка внешнего круга и 2 тычинки внутреннего круга (*неувидия* — Neuwiedia), или только 2 фертильные тычинки внутреннего круга (*пафиопедилум* — Paphiopedilum), у всех же остальных орхидных функционирует только одна тычинка внешнего круга. У однотычинковых орхидей единственная тычинка объединена со столбиком и рыльцем в единую структуру, называемую ко-

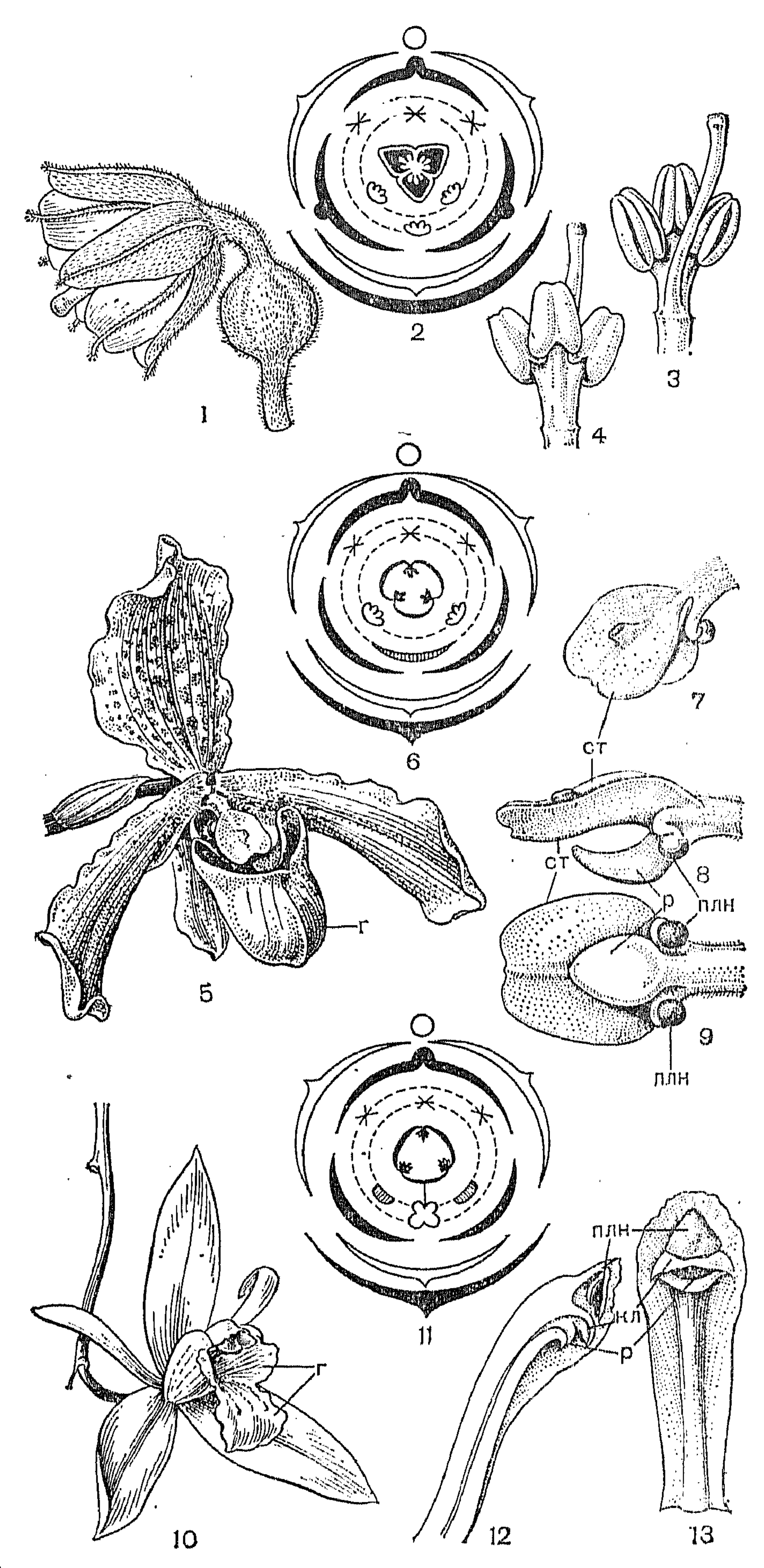


Рис. 141. Строение цветков в семейство орхидных.

Подсемейство апостасиевые (Apostasioideae), неувидия Ины (Neuwiedia inae): *1* — цветок (чашелистики и лепестки с выраженным килем); *2* — диаграмма цветка; *3*, *4* — колонка в двух положениях. Подсемейство циприпедиевые (Cypripedioideae), пафиопедилум замечательный (Paphiopedilum insigne): *5* — цветок с мешковидной губой; *6* — диаграмма цветка; *7*, *8*, *9* — колонка в разных положениях. Подсемейство однотычинковых орхидных (Orchidoideae), целогина повислая (Coelogyne flaccida): *10* — цветок; *11* — диаграмма цветка; *12* — разрез колонки; *13* — колонка; *ст.* — стаминодий, *р* — рыльце, *кл* — клювик, *плн* — пыльник, *г* — губа.

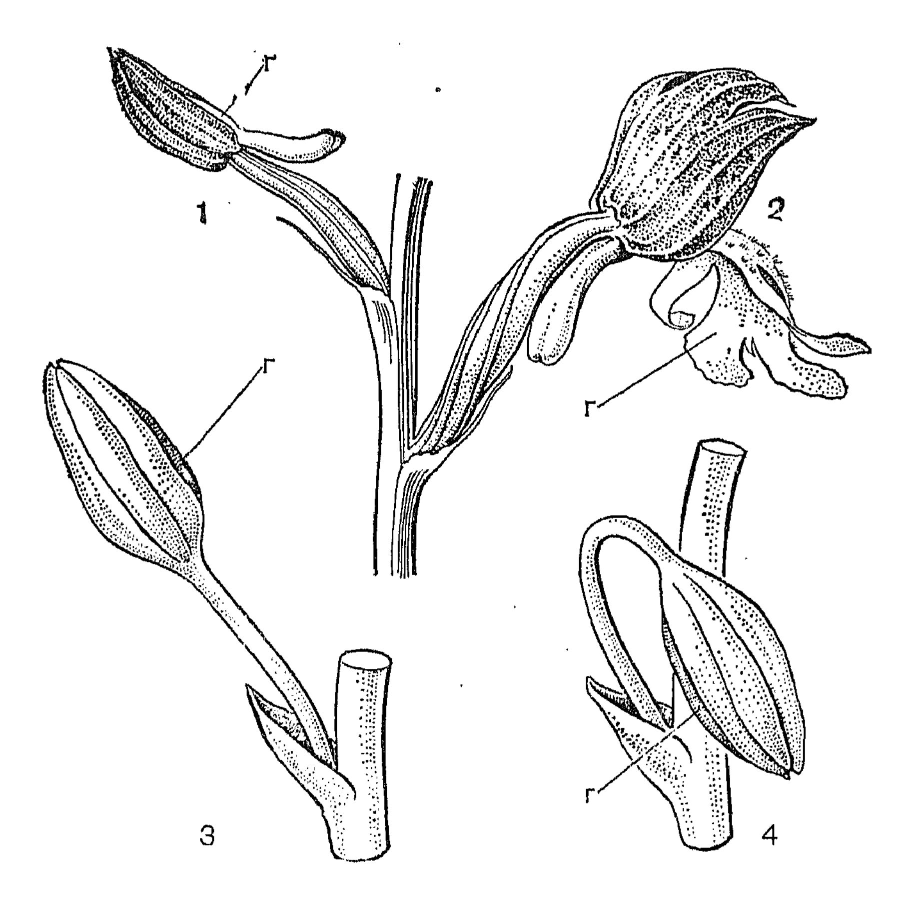


Рис. 142. Ресупинация цветков у орхидных:

1, *2* — вследствие перекручивания завязи (ятрышник пурпурный — Orchis purpurea); *3*, *4* — вследствие поникания цветоноса (пафиопедилум — Paphiopedilum) (*г* — губа).

лонкой или гипостемием. У более примитивных орхидных, как неувидия, *апостасия* (Apostasia), тычинки и столбики срастаются еще не полностью и имеют отчетливо выраженные свободные участки наверху. У циприпедиума и близких к нему родов также имеются свободные участки, но они более короткие, а над рыльцем нависает сильно развитый стаминодий, возникший из той тычинки внешнего круга, которая фертильна у однотычинковых орхидей.

Колонка — характернейший диагностический признак орхидных. Другим важнейшим признаком является строение их пыльцы. У подавляющего большинства однотычинковых орхидей тетрады пыльцевых зерен объединены в более или менее плотные массы — поллинии, которые бывают мучнистой, восковой или совершенно твердой роговой консистенции. Число поллиниев варьирует от 2 до 4, 6 и 8 и является систематическим признаком. Каждый поллиний содержит сотни тысяч пыльцевых зерен.

Завязь орхидных нижняя и у однотычинковых 1-гнездная с париетальной плацентацией, у большинства остальных — 3-гнездная с угловой плацентацией. Особенностью завязи орхидных является ее скручивание (ресупинация) в процессе развития. В результате к концу бутонизации цветок разворачивается на 180° так, что губа, в бутоне обращенная к оси соцветия, оказывается расположенной внизу и снаружи в удобном для насекомых положении (рис. 142). Разворот цветка губой вниз может осуществляться также в результате скручивания цветоноса или его поникания. Не всем орхидным нужна ресупинация: у тех из них, что имеют длинные, свешивающиеся вниз цветоносы, как у видов *стангопеи* (Stanhopea, табл. 38, *1*, *2*), или повисающие вниз соцветия, губа изначально находится в нужном положении. Но если привязать соцветие осью вверх, цветки в течение 24 часов поворачиваются вниз губой. Однако у немалого числа видов губа в течение всего времени цветения обращена вверх, ресупинация не происходит, и это связано со своеобразными способами их опыления. Случается также, что губа занимает верхнее положение в результате перекручивания завязи на 360°. У некоторых орхидных процесс скручивания захватывает и колонку. По мере созревания плода завязь постепенно раскручивается в обратную сторону.

Плоды орхидных — коробочки, разнообразные по величине: от длинной мясистой стручковидной у ванили до маленьких сухих у большинства других родов. В большинстве случаев коробочки раскрываются тремя или шестью продольными щелями, створки при этом остаются соединенными наверху или расходятся. У некоторых видов коробочки раскрываются только двумя или даже одной щелью, а иногда семена освобождаются при сгнивании коробочки.

Для созревания семян необходимо от 2 до 18 месяцев. Необычайно мелкие и многочисленные семена с недифференцированным зародышем — еще одна характерная особенность орхидных. У большинства родов они снабжены сетчатой рыхлой заполненной воздухом оболочкой (рис. 143), но у представителей рода ваниль и близких родов оболочка плотная, жесткая, прилегающая к зародышу. Словно тончайшая пыль, семена орхидных уносятся ветром на большие расстояния. Большинство их гибнет, так как необходимая для прорастания встреча с грибом-симбионтом происходит не очень часто. Только у некоторых видов (*блетилла гиацинтовая* — Bletilla hyacintha, *собралия крупноцветковая* — Sobralia macrantha), имеющих дифференцированный зародыш, прорастание может происходить и без участия гриба.

Классификация орхидных основана главным образом на строении их колонки. Новейшую систему орхидных разработал недавно американский ученый Р. Л. Дресслер (1981) в своей книге «Орхидные. Естественная история и классификация». Семейство орхидных он разделяет на 6 подсемейств: *апостасиевые* (Aposta-

sioideae), *циприпедиевые* (Cypripedioideae), собственно *орхидные* (Orchidoideae), *спирантесовые* (Spiranthoideae), *эпидендровые* (Epidendroideae) и *вандовые* (Vandoideae). Большинство современных авторов предпочитают разделение орхидных на 3 более четко очерченные подсемейства — апостасиевые, циприпедиевые (двутычинковые) и собственно орхидные (однотычинковые), с подразделением последнего подсемейства на более мелкие единицы.

Самое примитивное и самое маленькое подсемейство апостасиевых состоит всего из двух родов: *апостасия* (Apostasia, 7 видов) и *неувидия* (Neuwiedia, 9 видов). Это наземные лесные корневищные или бескорневищные травы, с очередными цельными влагалищными листьями и воздушными корнями. Цветки в верхушечных кистях, желтоватые или белые, только слегка зигоморфные, так как губа немного шире остальных лепестков или лепестки почти одинаковые. Чашелистики и лепестки с выраженным килем, переходящим в остроконечие. Колонка, прямая или искривленная в верхней части, образована неполным слиянием со столбиком оснований нитей трех (неувидия) или двух (апостасия) тычинок или двух тычинок и стаминодия (часть видов апостасии). Пыльца в отдельных зернах. Завязь у апостасии нересупинирована, а у неувидии ресупинация вызвана перекручиванием цветоноса. Как и у других орхидных, у апостасиевых развивается большое количество очень мелких семян в каждом из трех гнезд коробочки. Семена снабжены длинной или короткой ножкой и апикальным придатком, оболочка их ячеистая (рис. 144, *6*, *9*). Ареал апостасиевых охватывает Гималаи, Шри-Ланку, Бирму, Таиланд, Индокитай, Южный Китай, остров Хайнань, Южную Японию, Малайский архипелаг, архипелаг Луизиада и Северный Квинсленд (карта 8).

Соединительным звеном между настоящими орхидными и апостасиевыми является подсемейство циприпедиевых. Как и в предыдущем подсемействе, здесь развиты две боковые тычинки внутреннего круга и одна стаминоидальная тычинка внешнего круга, и в этом существенном плане два подсемейства обнаруживают сходство. Однако в отличие от апостасиевых циприпедиевые имеют зигоморфный цветок с мешковидной губой, скрученную у большинства родов завязь, 1-гнездную у циприпедиума и пафиопедилума и 3-гнездную у остальных родов, клейкую пыльцу в тетрадах или монадах, а у рода *фрагмипедиум* (Phragmipedium) в поллиниях, как у настоящих орхидных.

Циприпедиевые включают 4 рода: *селенипедиум* (Selenipedium) с 4 видами и фрагмипедиум (табл. 40, *1*, *2*) с 11 видами в тропической Америке, *пафиопедилум* (Paphiopedilum, табл. 40, *3*, *4*) с 66 видами в тропической Азии и *циприпедиум* или *башмачок* (Cypripedium, табл. 28, табл. 40, *5*) с 36 видами в умеренной и субтропической зонах северного полушария, особенно в горах Центральной и Восточной Азии. Это наземные или эпифитные травы с двурядно облиственными надземными побегами (циприпедиум, селенипедиум), являющимися конечными членами симподиального подземного корневища, или с укороченными побегами и розетками листьев на поверхности субстрата. К роду селенипедиум принадлежат крупнейшие наземные орхидеи Америки — стебли их могут достигать в высоту 5 м. Среди циприпедиумов, растущих в светлых лесах и на горных лугах, известны самые высокогорные виды, поднимающиеся в горах Восточной Азии до 5000 м над уровнем моря.

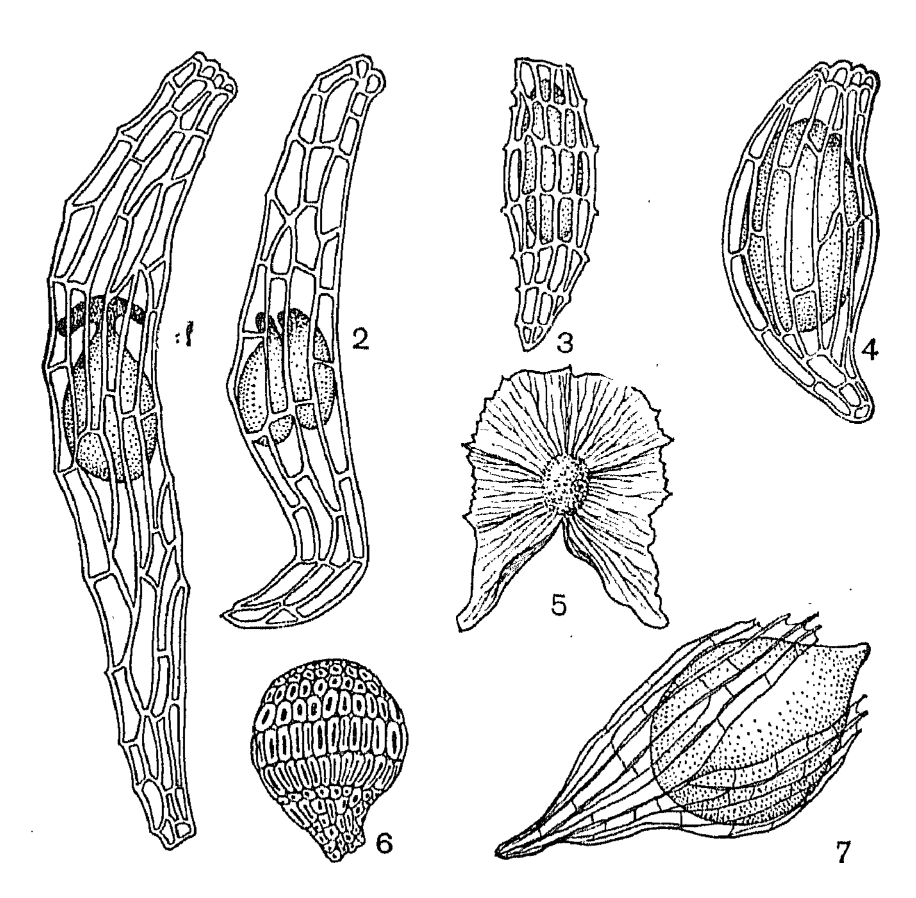


Рис. 143. Семена орхидных:

1, *2* — гибридная форма цимбидиума (Cymbidium) с одним и двумя зародышами; *3* — пафиопедилум замечательный (Paphiopedilum insigne); *4* — туния Бенсон (Thunia bensoniae); *5* — галеола высочайшая (Galeola altissima); *6* — ваниль плосколистная (Vanilla planifolia); *7* — ванда (Vanda sp.) в стадии начала прорастания.

Подсемейство собственно орхидных отличается от двух вышеописанных наличием одной фертильной тычинки, которая является медианной тычинкой внешнего круга. Боковые тычинки внутреннего круга здесь либо вообще отсутствуют, либо превратились в различные стаминодии: ушковидные, чешуевидные, в виде желёзок, крыловидные или даже лепестковидные, расположенные по бокам или на вершине колонки и приросшие к ней или свободные до основания (у диуриса). Однородные по вышеуказанному признаку однотычинковые орхидные

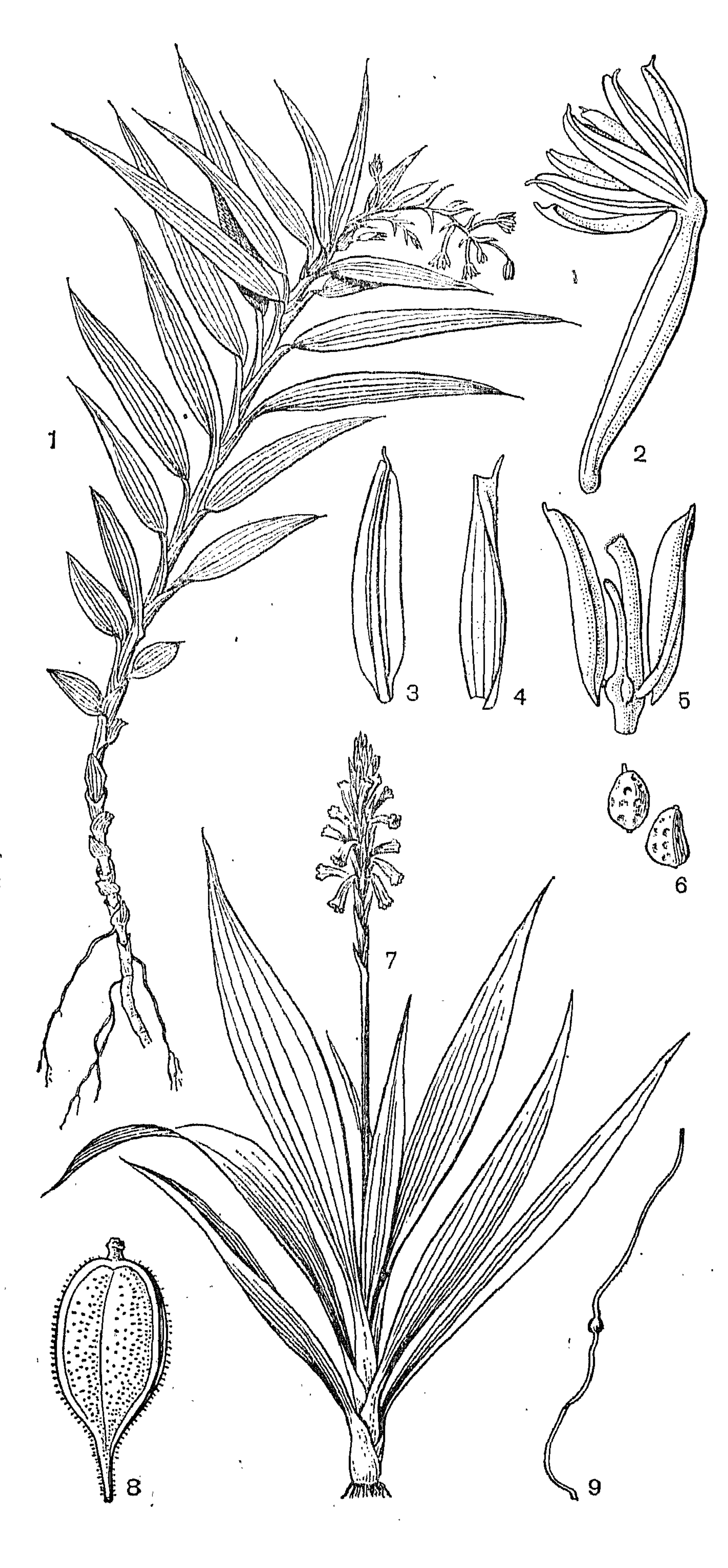


Рис. 144. **Подсемейство апостасиевые.**

Апостасия душистая (Apostasia odorata): *1* — общий вид растения с воздушными корнями; *2* — цветок; *3* — лепесток; *4* — чашелистик; *5* — колонка с не полностью сросшимися двумя тычинками, стаминодием и столбиком; *6* — семена. Неувидия чемерицелистная (Neuwiedia veratrifolia): *7* — общий вид; *8* — плод; *9* — семя на длинной ножке и с волосовидным придатком сверху.

обнаруживают большое разнообразие в деталях строения колонки и поллиниев и на основании этих признаков разделяются на трибы. Большинство современных авторов выделяет 4 трибы (с подтрибами): *неоттиевые* (Neottieae), *ятрышниковые* (Orchideae), *эпидендровые* (Epidendreae) и *вандовые* (Vandeae). Некоторые современные орхидологи (Ф. Г. Бригер, 1958, 1971) рассматривают все 4 трибы в качестве подсемейств, а Р. Л. Дресслер считает неоттиевые разнородной группой и часть их родов причисляет к ятрышниковым, часть выделяет в подсемейство спирантесовых, а некоторые роды относит к эпидендровым.

Рассмотрим более подробно удивительно разнообразное строение репродуктивных органов однотычинковых орхидных.

Пыльник может располагаться как на вершине колонки, прямо или наклонно, так и на ее дорсальной или вентральной стороне. Взаимное расположение пыльника и рыльца, характеризующее систематические группы, представлено на схеме (рис. 145), заимствованной из работы Р. Л. Дресслера и К. Додсона (1960). Рыльце только у некоторых родов недифференцированное и полностью фертильное, а у большинства однотычинковых орхидных его медианная лопасть вся или частично стерильна и превращена в особый орган — клювик или ростеллум, отделяющий пыльник от обычно углубленной в колонку полости фертильного рыльца. Часть клювика, обычно краевая, ослизняется и при малейшем прикосновении выделяет липкое вещество, служащее для приклеивания поллиниев к опылителю. У некоторых орхидных (*дендробиум* — Dendrobium, табл. 34, *1*, *2*, *целогина* — Coelogyne, табл. 36, *1*) контакт свободно лежащих поллиниев с клювиком и осуществляется только с помощью насекомых. У других поллинии соединяются с клювиком при помощи особого хвостика, или каудикулы. Этот хвостик образован путем стерилизации части поллиния и состоит из клейкого эластичного вещества. Он может быть общим для нескольких поллиниев или отдельным для каждого. Хвостик у многих орхидных связан с клювиком как раз в том месте, где от клювика отделяется мягкий и липкий участок ткани с перепонкой сверху, легко снимающийся при прикосновении и увлекающий за собой не только хвостик, но и сам поллиний. Этот липкий кусочек ткани клювика, разнообразный по форме, называют прилипальцем или висцидием, а иногда липкой желёзкой, липким диском или тельцем. У более высокоорганизованных орхидных прилипальце соединяется с поллиниями еще через промежуточную нелипкую лентовидную полоску ткани, называемую ножкой, также отделяющуюся от клю-

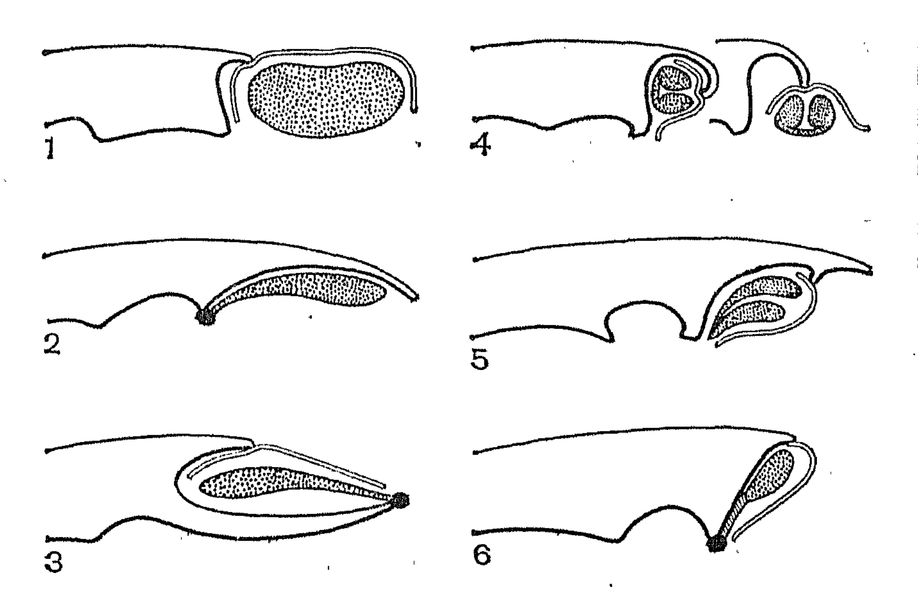
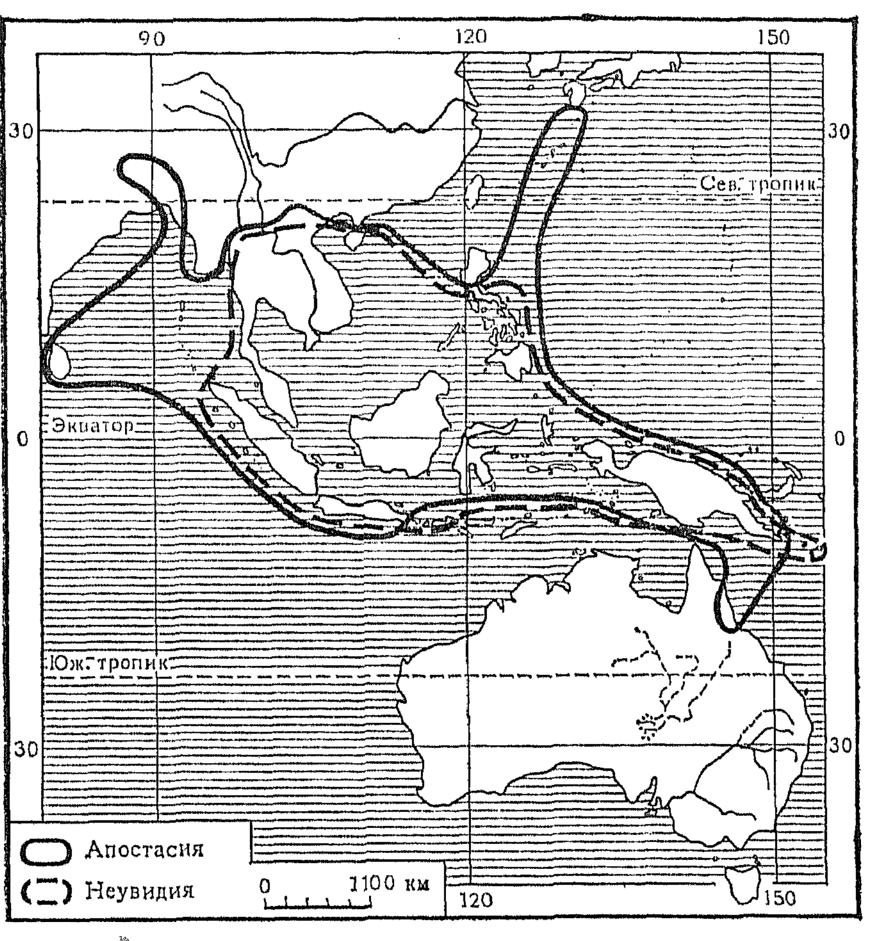


Рис. 145. Схематические продольные разрезы колонок однотычинковых орхидных, показывающие расположение пыльников, поллиниев и рылец:

1 — примитивная орхидея с терминальным прямым пыльником и недифференцированным рыльцем (пыльцеголовник — Cephalanthera); *2* — орхидея с прямым пыльником, широко соединенным с колонкой, висцидий прикреплен к основанию поллиния (ятрышник — Orchis); *3* — орхидея с дорсальным пыльником, ростеллум вытянутый и прямой, висцидий прикреплен к верхушке поллиния (спирантес — Spiranthes); *4* — орхидея с крышечковидным пыльником (каттлея — Cattleya); *5* — орхидея с вентральным пыльником, перевершиниваемым колонкой (целогина — Coelogyne); *6* — орхидея с крышечковидным пыльником и ножкой, отделяющейся от ростеллума и прикрепляющей поллиний к висцидию (онцидиум — Oncidium).



Карта 8. Ареал подсемейства апостасиевых.

вика. Вся эта сложная структура, состоящая из трех частей (поллинии — каудикула — прилипальце) или четырех частей (поллинии — слабовыраженная каудикула — ножка — прилипальце), называется поллинарием. Варианты строения колонок и поллиниев подсемейства собственно орхидных изображены на рисунке 146.

В трибе неоттиевых, к которой относятся роды *пыльцеголовник* (Cephalanthera, табл. 29, *1*, *4*), *дремлик* (Epipactis, табл. 29, *3*), *тайник* (Listera), гудайера, анектохилус, спирантес, австралийские эндемики диурис, *телимитра* (Thelymitra), *криптостилис* (Cryptostylis), *птеростилис* (Pterostylis) и др., пыльник терминальный или дорсальный, прямостоячий или наклоненный. Поллинии мягкие, не имеют каудикулы, но могут быть снабжены прилипальцем. Контакт поллиниев с клювиком осуществляется через их удлиненную верхушку (пыльники акротонные). Пыльцевые гнезда сближены между собой, так как отсутствует выраженный связник. Типичное для трибы строение имеет колонка изображенного на рисунке 146, *1 тайника яйцевидного* (Listera ovata). Здесь хорошо виден выступающий вперед клювик, образующий свод над рыльцевой ямкой и содержащий внутри с силой выталкивающуюся даже при легком прикосновении липкую жидкость, которая прикрепляет к опылителю свободно лежащие поллинии.

Другие представители трибы могут иметь упрощенное или более сложное строение. Примитивное строение колонки характерно для пыльцеголовника и близких к нему родов, у которых нет клювика, пыльник стоит прямо на верхушке колонки, а под ним располагается рыльцевая ямка. Рассыпающаяся пыльца беспрепятственно попадает на рыльце в бутоне, а в раскрывшихся цветках прикрепляется к опылителю, когда он испачкается рыльцевой жидкостью.

У рода *спирантес* (Spiranthes) пыльник дорсальный. У вышеперечисленных австралийских родов пыльник, отделенный от рыльца клювиком, также смещен на дорсальную сторону колонки, а сама колонка имеет выдающиеся крылья или окрашенные стаминодии и придатки. У этих родов иногда наблюдается смещение места соединения пыльника с ростеллумом от верхушки к основанию.

Акротонными пыльниками без связников, поллиниями без каудикул триба неоттиевых отличается от следующей трибы — ятрышниковых, колонки представителей которой — ятрышника, *любки* (Platanthera), *кокушника* (Gymnadenia) изображены на рисунках 146, *3* и 148, *5*). В трибе ятрышниковых фертильная тычинка, сидящая широким основанием на колонке, несет прямостоячий пыльник, основания гнезд которого оттянуты в длинные придатки, соединяющиеся с двумя висцидиями (ба-

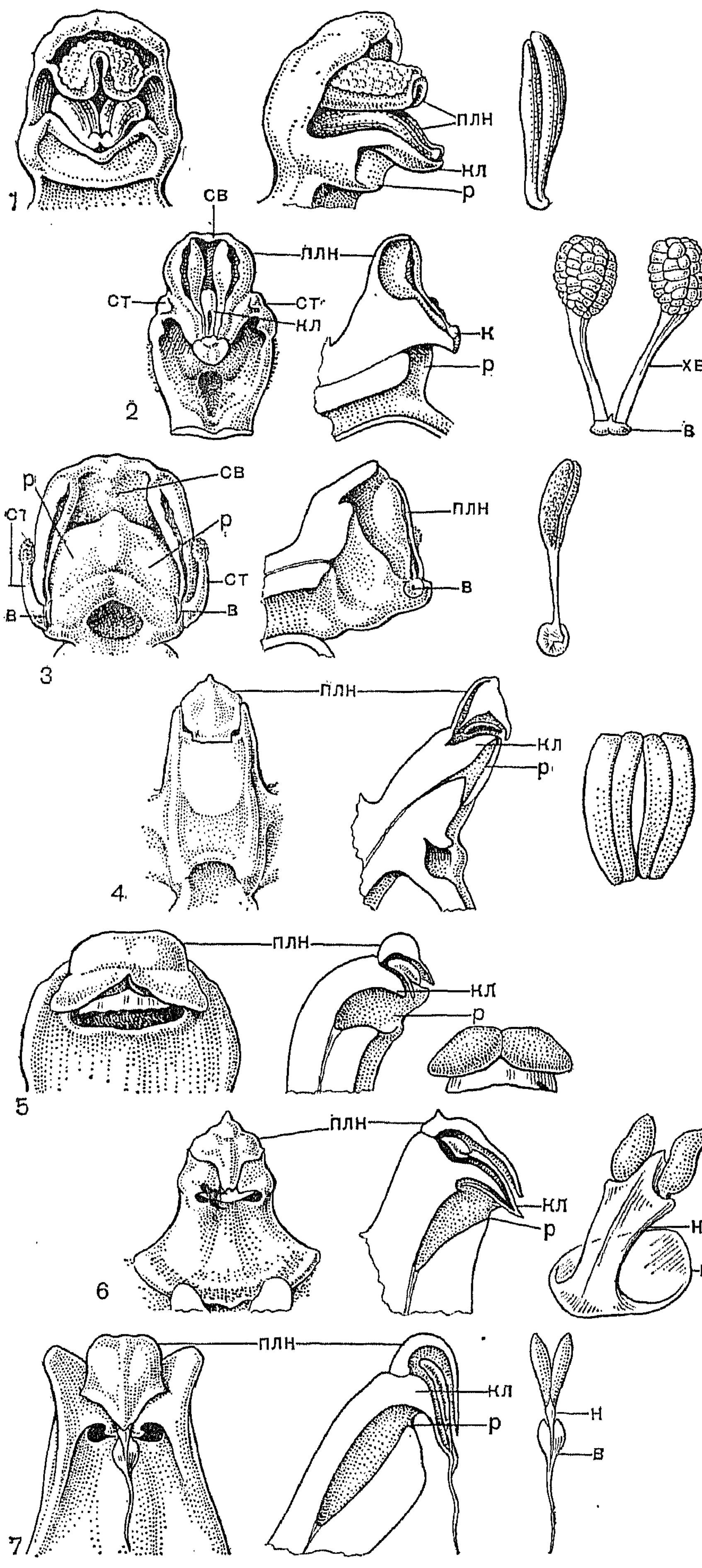


Рис. 146. Некоторые типы гиностемия (вид спереди и сбоку), поллинариев и поллиниев у однотычинковых орхидных:

1 — тайник яйцевидный (Listera ovata); *2* — ятрышник пурпурный (Orchis purpurea); *3* — любка зеленоцветковая (Platanthera chlorantha); *4* — дендробиум золотистый (Dendrobium chrysotoxum); *5* — цимбидиум повислый (Cymbidium pendulum); *6* — ванда трехцветная (Vanda tricolor); *7* — стангопея тигровая (Stanhopea tigrina): *плн* — пыльник, *кл* — клювик, или ростеллум, *р* — рыльце, *ст* — стаминодий, *к* — кармашчик, или бурсикула, *св* — связник, *в* — прилипальце, или висцидий; *хв* — хвостик, или каудикула, *н* — ножка у сложного поллинария.

зитонный пыльник). Гнезда отделены друг от друга широким связником. Пыльники не опадающие, сохраняются на колонке. Поллиниев в этой трибе 2 или 4, они имеют мозаичное строение: состоят из отдельных пакетиков пыльцы. Пакетики соединены между собой эластичными нитями, сконцентрированными в виде тяжа по средней линии поллиния и выходящими в виде стерильного хвостика в отростки пыльцевых гнезд, где они касаются клювика. Мозаичное строение поллиниев имеет преимущество в том, что одним поллинием могут быть опылены несколько цветков, так как поллиний легко разрывается на части, которые по одной или по нескольку прилипают к рыльцам.

У ятрышника (рис. 146, *2*) отростки пыльцевых мешков сближены и концы их скрыты в общем кармашчике — бурсикуле, образованном отгибающимся клапаном, в который превращена верхушка клювика; каждый поллиний имеет там собственное прилипальце. При прикосновении происходит разрыв клювика, клапан легко отгибается, но затем снова захлопывается, так что если удален только один поллиний, второй останется надежно защищенным от высыхания. У *любки зеленоцветковой* (Platanthera chlorantha, рис. 146, *3*) базальные части пыльцевых мешков, заключающие в себе хвостики поллиниев, напротив, сильно расставлены в стороны и располагаются по бокам выпуклых лопастей фертильного рыльца. У *кокушника длиннорогого* (Gymnadenia conopsea, табл. 39, *3*, рис. 148) клювик имеет вид вросшего в колонку удлиненного перепончатого колпачка, лежащего между основаниями пыльцевых гнезд. На нем вплотную друг к другу лежат 2 удлиненных (в виде полосок) прилипальца. Базальные части пыльцевых гнезд здесь поэтому сближены, а вследствие такого смещения фертильные лопасти рыльца отделены друг от друга и занимают боковое положение.

У других родов трибы тычинка может быть отклонена назад под углом 90° (*диза* — Disa и близкие роды) или даже на 180° и тогда свисает вниз (*сатириум* — Satyrium). Рыльце при этом располагается выше пыльника. Роды трибы ятрышниковых характеризуются наличием корневых клубней. Они широко распространены в Африке, в умеренных областях северного полушария и слабо представлены в тропиках. Наиболее крупным родом этой трибы является *хабенария* (Habenaria).

В двух следующих трибах — эпидендровых и вандовых, к которым принадлежит большинство тропических эпифитных орхидных, характеризующихся образованием псевдобульб, пыльник лежит на вершине колонки, как шапочка, или иногда занимает вентральное положение. У эпидендровых это достигается посте-

пенным, по мере роста пыльника, изгибом тычиночной нити, а у вандовых — сильным укорочением нити пыльника (М. Хирмер, 1920, Р. Л. Дресслер, 1981). У вандовых пыльник по сути прямой, но Хирмер допускал, что тычиночная нить у них изгибается на очень ранней стадии развития. Щитковидно расширенный связник с выступающей верхушкой опоясывает пыльцевые мешки сверху, препятствуя выпадению поллиниев. Но у некоторых родов пыльник может занимать и иное положение. Пыльники этих орхидных опадающие (у вандовых) либо качающиеся благодаря подвижному сочленению с тычиночной нитью. Располагаются они обычно в особом имеющемся и у некоторых других орхидных углублении — клинандрии на вершине колонки. Углубление образовано основанием тычинки (сзади) и стаминодиями (с боков). Пыльцевые мешки акротонные или (нередко) выпячены в средней части (плевротонные). У эпидендровых поллиниев 4 либо, в результате полной или неполной, продольной или поперечной перешнуровки гнезд, 6 или 8. Они твердые, маслянистые или восковые и часто с хорошо выраженными каудикулами, которые либо соединяют каждую пару поллиниев, либо располагаются в виде тяжа параллельно поллинию, либо образуют общий для 4 или даже 8 поллиниев тяж. Иногда поллинии голые, как у дендробиума (рис. 136), бульбофиллума. Прилипальце есть у немногих родов, у большинства же оно редуцировано, и прикрепление к опылителю происходит с помощью каудикулы и липкого вещества клювика, стерильного обычно только по краю. Клювик может иметь разнообразную форму, от длинного, выступающего вперед подобно клюву птицы до подковообразного.

У большинства вандовых всего 2 очень твердых поллиния, уплощенных параллельно поверхности клинандрия. Каудикулы у них отсутствуют либо слабо выражены (видны только при искусственном оттягивании поллиния от прилипальца). Поллинии соединяются с прилипальцем при помощи особой ножки ростеллярного происхождения — полоски ткани, снимающейся с клювика. Иногда эта ножка расщепляется на 2, как у рода *диподиум* (Dipodium). У изображенного на рисунке 146, *4 дендробиума золотистого* (Dendrobium chrysotoxum, эпидендровые) поллинии лишены каудикулы, прилипальца приводятся в контакт с клювиком благодаря качающемуся пыльнику. У *цимбидиума повислого* (Cymbidium pendulum, вандовые) развито прилипальце, а каудикула в рудиментарном состоянии (видна только при растягивании поллинария). У *ванды трехцветной* (Vanda tricolor) и *стангопеи тигровой* (Stanhopea tigrina) поллинарий состоит из трех

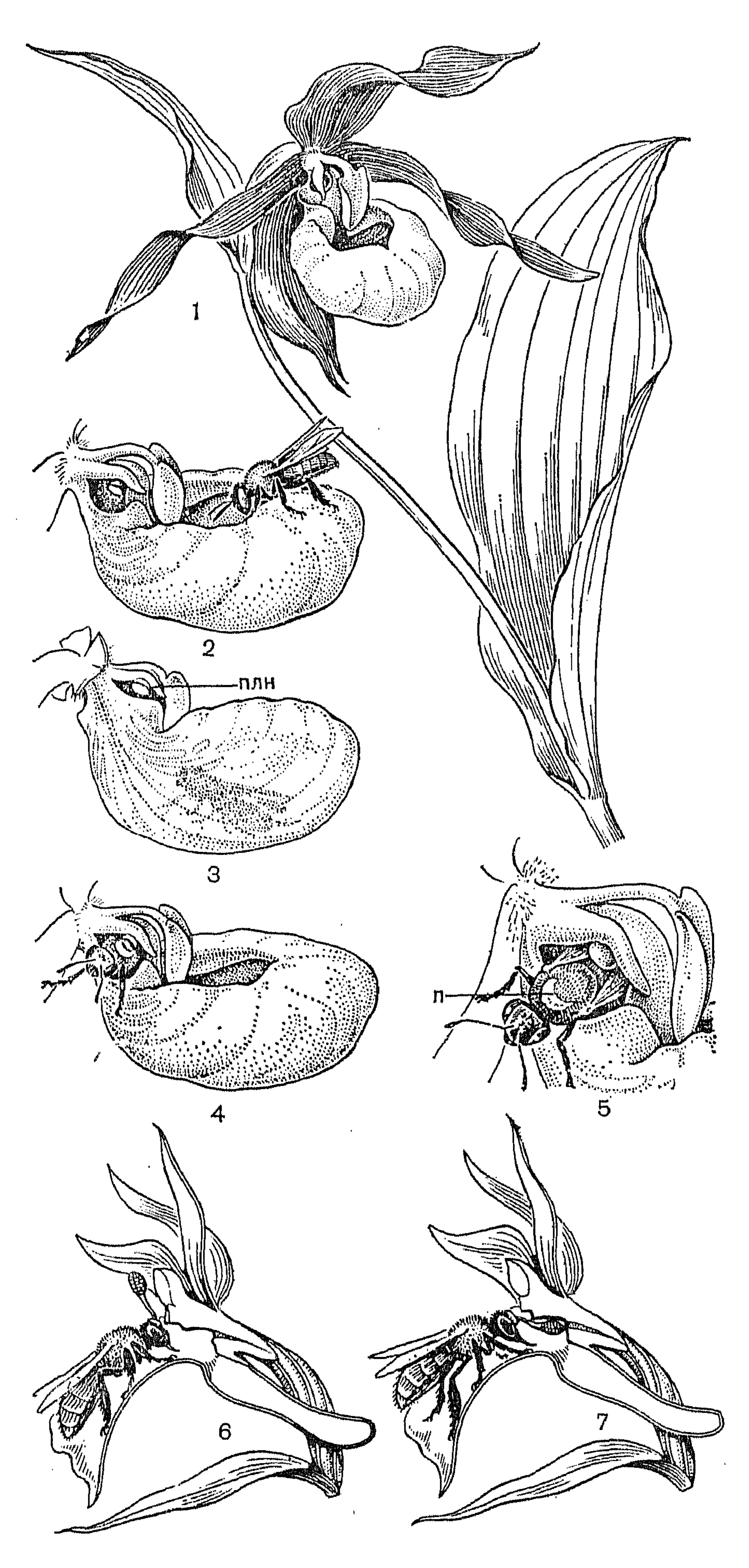


Рис. 147. Опыление орхидных.

Башмачок настоящий (Cypripedium calceolus): *1* — верхушка побега; *2* — насекомое садится на край губы и соскальзывает внутрь ее; *3* — насекомое ползет в направлении «окон»; *4* — голова насекомого показалась из узкого отверстия, расположенного вплотную к пыльнику; *5* — насекомое с комком липкой пыльцы (п) на спинке. Пальчатокоренник остистый (Dactylorhiza aristata): *6* — насекомое извлекает поллиний; *7* — насекомое вводит поллиний, наклонившийся во время полета, в рыльцевую ямку.

вышеописанных частей, а воспринимающая поверхность рыльцевой полости сообщается с внешним пространством узкой щелью, в которую захватываются и иногда даже там замуровываются поллинии, принесенные насекомыми.

Со времен Ч. Дарвина до наших дней опыление орхидных не перестает привлекать внимание исследователей. И. И. Мечников в своей книге «Этюды о природе человека» (1903) называет механизм опыления орхидей одним из наиболее удивительных примеров среди гармонических явлений природы. Совершенные, иногда почти фантастические приспособления орхидей к специфическим опылителям поражают воображение. Словно изобретательный художник-конструктор забавлялся, выдумывая все новые и новые, иногда очень сложные механизмы, ярко и красочно исполненные и точно подогнанные к потребностям насекомых. Остроумные, часто обманные приспособления растений к опылению заставляют некоторых авторов говорить о «цветковой дипломатии», «сообразительности» и «безнравственности» орхидей. Опылению орхидных посвящена необозримая литература, основу которой заложил Ч. Дарвин (1862) замечательной книгой «Приспособления орхидных к оплодотворению насекомыми».

Опылителями орхидей подсемейства циприпедиевых являются двукрылые и пчелиные. Цветки одной из наиболее декоративных за пределами тропиков орхидей *венерина башмачка* (Cypripedium calceolus, рис. 147, табл. 28, *3*) представляют собой как бы заранее расставленную и тонко продуманную ловушку, заставляющую насекомое произвести опыление. Крупная желтая губа, имеющая форму туфельки с завернутыми внутрь краями, сверху закрыта щитковидным стаминодием. Под ним лежит рыльце с обращенной вниз воспринимающей поверхностью, а по обе стороны от рыльца — по одной фертильной тычинке. Одиночные пчелы, особенно самки из рода андрена (Andraena), вползают и соскальзывают в губу цветка и, обследовав ее, начинают искать из нее выход. Ограниченное пространство не позволяет им взлететь, а завернутые края губы, ее гладкая внутренняя поверхность и заслон из стаминодия не позволяют не только выползти кратчайшим путем, но и рассмотреть прямой выход со дна губы. В задней стенке губы в направлении к гиностемию имеются, однако, «окна» — участки ткани, образованные клетками без пигментации, пропускающими свет. Принимая их за выходы, насекомое ползет в указанном ему направлении и отсюда уже видит настоящие выходы наружу: два узких отверстия слева и справа от колонки вплотную к пыльникам. Выбираясь из цветка, пчела сначала встречает на своем пути первую преграду — выпуклое рыльце. Грудь насекомого проходит над одним из выпуклых изгибов рыльца, которые счищают с нее принесенную пыльцу. Когда пчела пробирается все выше и ближе к свету, вторая помеха — пыльник суживает проход. А когда несекомое протискивается мимо пыльника, большая порция липкой пыльцы, как подушечка, приклеивается к груди пчелы (рис. 147).

Мелкие и ослабленные насекомые иногда так приклеиваются к пыльнику, что остаются там навсегда, закупоривая выход. А все, кому удается выбраться, уставшие и нередко мокрые после вынужденного купания в дождевой воде, которая скапливается на дне губы, на некоторое время даже теряют способность к координированному движению, но, отдохнув, снова летят на другие цветки. Что привлекает их в этих цветках? Дарвин считал, что насекомых может интересовать жидкость, выделяемая волосками, расположенными полосками в передней части губы. Е. Дауман (1969) показал, что, вопреки предположениям разных авторов, здесь не происходит отделения нектара или каких-либо иных питательных веществ, а маслянистая жидкость, содержащаяся в волосках, не служит питательным веществом для насекомых. Весь механизм опыления здесь построен на обмане: насекомых привлекает, по-видимому, запах и цвет, а яркий стаминодий служит для них указателем несуществующего нектара.

У подсемейства собственно орхидных бесчисленные вариации колонки определяют специфичность агентов опыления. На примере *ятрышника мужского* (Orchis mascula) —довольно обычной в Европе орхидеи—рассмотрим основную схему опыления у орхидных с базитонными пыльниками. Завязь этого вида ресупинирована, и губа занимает удобное для насекомых нижнее положение, имеет короткий шпорец. Два верхних лепестка и верхний чашелистик образуют колпачок, защищающий колонку от непогоды. В каждом пыльцевом мешке, открывающемся продольной щелью, располагается по одному поллинию с каудикулами и прилипальцами, скрытыми в кармашчике на краю клювика (строение колонки ятрышника показано на рис. 146). Когда насекомое, севшее на губу, просовывает голову в полость, ведущую в шпорец, оно неизбежно натыкается на выступающий в этот проход клювик, нависающий над рыльцем. Конец клювика от прикосновения мгновенно расщепляется, и эластичный карманчик отгибается, обнажая 2 прилипальца, которые касаются головы насекомого, и быстро твердея, накрепко приклеиваются к нему. Если насекомое извлекает голову из цветка, оно вытаскивает за хвостик поллиний (один или оба), эластичный карманчик при этом захлопывается снова, защищая прилипальце

оставшегося поллиния. Прикрепившиеся поллинарии сначала стоят вертикально на голове насекомого, как 2 рожка (рис. 147, *6* и рис. 148, *6*). Но в таком положении при посещении следующего цветка они попали бы снова на гнезда пыльника. И здесь вступает в действие замечательная способность поллинария к движению. Во время полета (примерно через 30 с) поллинарий благодаря несимметричному высыханию хвостика и сокращению прилипальца изгибается вперед примерно под углом 90°, и при посещении пчелой другого цветка поллиний точно попадает на его рыльце. Поверхность рыльца липкая, и весь поллиний или отдельные пакетики пыльцы остаются на нем, а пчела улетает с остатками хвостиков на голове, как свидетельством успешно выполненной работы.

Большинство ятрышников не имеет нектара в шпорце, и чем они привлекают насекомых, остается неизвестным. Ч. Дарвин полагал, что насекомые способны пробивать своим хоботком внутреннюю поверхность шпорца и высасывать обильную жидкость из его ткани, но более поздними наблюдениями это не было подтверждено. Ятрышник опыляют преимущественно коротко-хоботковые пчелиные, а также бабочки и мухи.

У других орхидных с базитонными пыльниками процесс опыления отличается только небольшими деталями. Например, у кокушника (рис. 148) удлиненные прилипальца образуют сводчатую кровлю над входом в нектарник — длинный шпорец, а лопасти рыльца занимают боковое положение с двух сторон от входа в нектарник. Когда бабочки просовывают хоботок в шпорец, сводчатые прилипальца приклеиваются к хоботку по бокам его и, как и у ятрышника, сначала торчат вертикально, а затем наклоняются вперед по обе стороны хоботка и, точно соответствуя боковому расположению рылец, попадают на них при последующем посещении цветка. Цветки кокушника привлекают насекомых запахом, усиливающимся к вечеру, и предлагают им нектар, обильно выделяемый эпидермальными клетками с папиллами в длинном изогнутом шпорце.

Опыление любки двулистной производят ночные бабочки, особенно бражники, летящие на сильный запах, который испускают к вечеру белые цветки. Отделенные друг от друга и расположенные по бокам клювика прилипальца (рис. 146) приклеиваются сбоку головки бабочки или к основанию хоботка либо даже на один из ее глаз, и во время полета их хвостик совершает движение вниз к центру так, чтобы поллиний мог попасть затем на поверхность рыльца, расположенную в середине колонки. А у близкого к ятрышнику рода *анакамптис* (Anacamptis) прилипальце имеет седловидную форму, и во время полета бабочки края этого

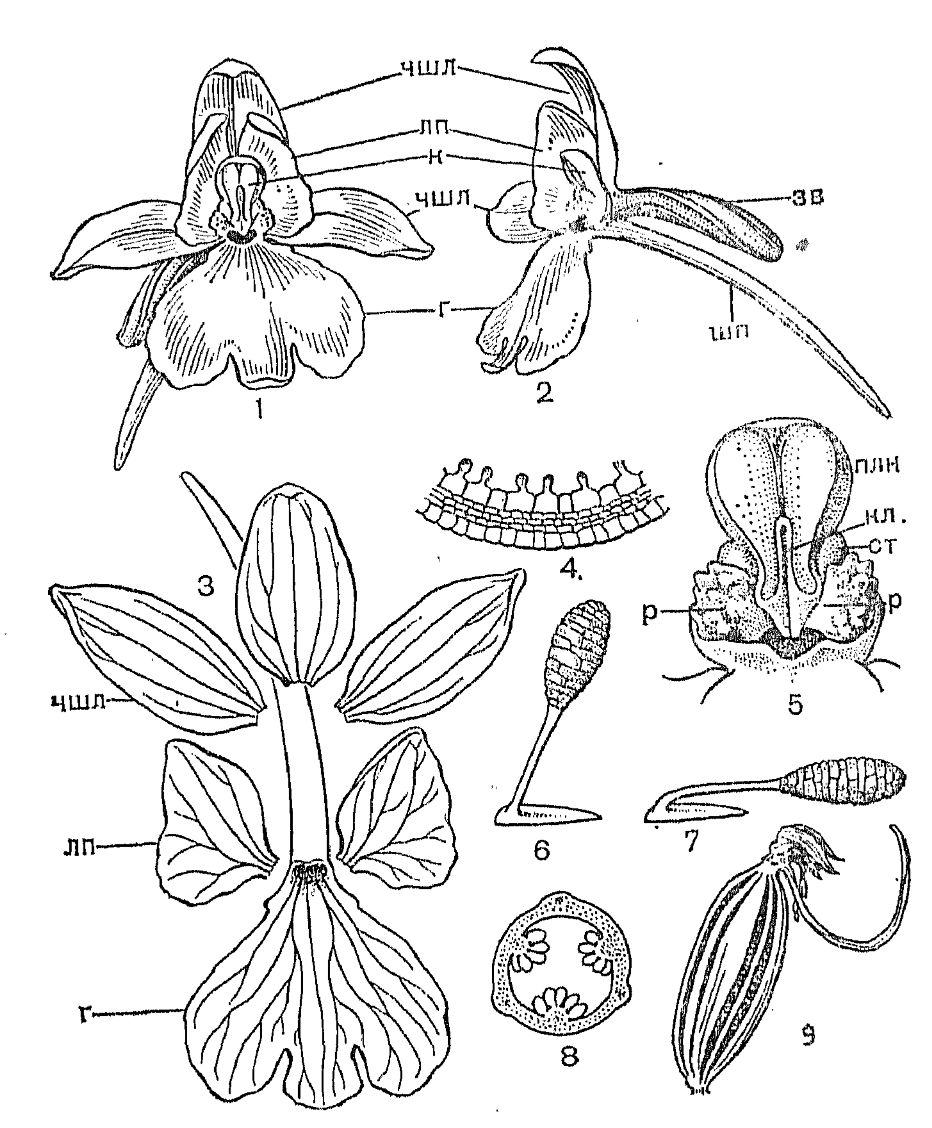


Рис. 148. Кокушник длиннорогий (Gymnadenia conopsea):

1 — цветок; *2* — его вид сбоку (один лепесток и один чашелистик удалены); *3* — части цветка: 3 чашелистика, 2 боковых лепестка и медианный лепесток — губа с длинным шпорцем; *4* — поперечный разрез шпорца, видны эпидермальные клетки с папиллами, отделяющие нектар; *5* — колонка; *6* — поллинарий, состоящий из поллиния, его хвостика и длинного прилипальца; *7* — извлеченный из цветка поллиний изменяет свое положение, наклоняясь на 90° в соответствии с положением рыльца; *8* — поперечный разрез завязи; *9* — коробочка (*чшл* — чашелистик, *лп* — лепесток, *г* — губа, *зв* — завязь).

«седла» мгновенно закручиваются внутрь, охватывая хоботок с двух сторон, что приводит к расхождению поллиниев в стороны, затем они изгибаются, как у кокушника, параллельно хоботку, и такое их положение соответствует боковому положению лопастей рыльца. Разнообразные выросты, бороздки на губе ориентируют опылителя в нужном направлении. У анакамптиса, например, на губе имеются суживающие валики, направляющие движение хоботка насекомого к клювику. Иногда и сам клювик определяет действие насекомых. У хабенарии прямо вперед торчащий клювик заставляет пчел просовывать хоботок в нектарник со стороны так, чтобы хоботок коснулся рыльца. А у *спирантеса* (Spiranthes) клювик в молодых цветках закрывает вход в нектарник и одновременно доступ к рыльцу. Насекомое может только удалить поллинии, но не оставить их на

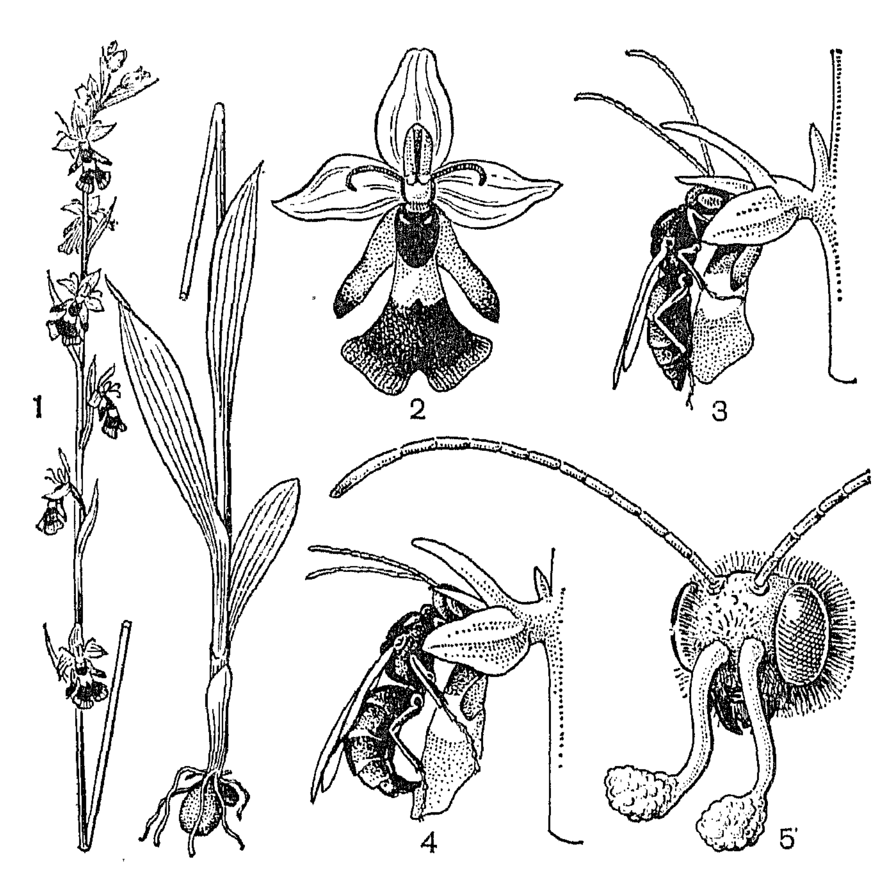


Рис. 149. Опыление офриса насекомоносного (Ophrys insectifera):

1 — общий вид растения; 2 — цветок; 3, 4 — оса в процессе псевдокопуляции; 5 — голова осы с прикрепившимися к ней поллинариями.

рыльце, но у более старых цветков клювик сморщивается и отодвигается. Тогда освобождается проход к рыльцу. Этим обеспечивается перекрестное опыление.

Среди орхидных трибы ятрышниковых наиболее замечательный способ опыления наблюдается у офрисов. Цветки этих красивых и редких растений, растущих в Европе, Западной Азии и Северной Африке, часто напоминают насекомых (мух, пчел, шмелей) или пауков. От этого сходства и происходят их видовые названия—*офрис насекомоносный* (Ophrys insectifera), *офрис пауковидный* (O. sphegodes), *офрис шмелецветковый* (O. bombyliflora) и т. д.

У цветков офриса насекомоносного (рис. 149), произрастающего на карбонатной почве на лугах и лесных опушках от Средиземноморья и Малой Азии до Скандинавии, губа похожа на тело насекомого со сложенными крыльями, блеск которых имитируют серо-голубые полоски на губе, боковые лепестки имеют вид антенн, а расположенные в основании губы ложные нектарники напоминают глаза насекомого. Это загадочное сходство привлекало внимание многих ученых. Каким образом оно возникло и зачем оно растениям? Какие только догадки не высказывались по этому поводу! Не «сфотографировались» ли насекомые, кружащиеся над офрисами, на их цветках? Не существует ли это сходство только в восприятии человека, а насекомые его не замечают? Загадка разрешилась после того, как в 1916 г. французский ученый М. Пуйян высказал сенсационное предположение: цветки офриса воздействуют на половые инстинкты насекомых-самцов, имитируя их самок. Гипотеза Пуйяна была принята многими учеными. В России она пропагандировалась Б. М. Козо-Полянским (1938, 1939) в его блестящих работах о мимикрии у растений, в которых он также высказал предположение, что в привлечении самцов насекомых имеют значение какие-то неуловимые для нас запахи. Все это позднее было подтверждено экспериментально, а совсем недавно также наблюдениями в природе шведских ученых Б. Кулленберга и Г. Бергстрема (1976). Б. Кулленберг снял документальный фильм об опылении этих удивительных цветков, который был показан на XII Международном ботаническом конгрессе в Ленинграде в 1975 г.

Цветки офрисов не «предлагают» насекомым нектара, пыльцы или иных питательных веществ. Но губа их выделяет летучие вещества из группы феромонов, главным образом производные жирных кислот и циклические сесквитерпены, набор которых специфичен для каждого вида или группы видов. Некоторые из этих соединений идентичны секрету желёз насекомых и воздействуют на них как ключевой раздражитель, стимулирующий цепь поведенческих реакций, характерных для спаривания. Внешний облик губы действует как визуальный стимул, а различные эпидермальные выросты на ней и определенным образом расположенные волоски воздействуют как тактильный раздражитель при попытках спаривания. Самцы жалящих перепончатокрылых из родов андрена (Andrena), эвцера (Eucera), кампсосколия (Campsoscolia), антофора (Anthophora) и др. появляются после перезимовки несколько раньше самок и, побуждаемые половым инстинктом, летят на цветки офрисов. На разных их видах насекомые, в зависимости от структуры губы, ориентируются либо головой, либо брюшком к гиностемию и ведут себя так, как при копуляции с самками (рис. 149). В результате их импульсивных движений поллинии прилипают либо к их голове, либо к брюшку. Сексуальный инстинкт насекомых не удовлетворяется на одном цветке, и в результате нескольких посещений они производят перекрестное опыление.

Такая приспособленность офрисов к специфическим опылителям могла возникнуть только в результате длительной синхронной эволюции насекомых и растений. В этой цепи развития приспособлений наиболее специализирован *офрис зеркальный* (Ophrys speculum), опыляемый только осой из семейства сколиидовых кампсо-

сколией реснитчатой (Campsoscolia ciliata), а наименее — *офрис пчелоносный* (O. apifera), который частично опыляется пчелами рода эвцера, а частично самоопыляется. При этом в строении цветка его имеются и совершенные приспособления к самоопылению. Они состоят в том, что гнезда пыльников самопроизвольно вскрываются, и поллинии под влиянием собственной тяжести выпадают из них, опускаются в направлении рыльцевой ямки, оставаясь прикрепленными к фиксированным хвостикам, имеющим как раз такую длину, которая необходима, чтобы при колебаниях воздуха они коснулись рыльца.

Процент завязывания семян у опыляющихся описанным способом офрисов чрезвычайно низок вследствие их очень узкой специализации по отношению к определенным видам насекомых. Особенно это заметно по контрасту с самоопыляющимся офрисом пчелоносным, у которого, как отмечено Ч. Дарвином, каждый цветок дает коробочку с семенами.

Привлечение опылителей запахами, воздействующими на их сексуальные инстинкты, характерно и для ряда орхидных из других триб, в частности для видов *спикулеи* (Spiculaea), *дракеи* (Drakaea), *криптостилиса* (Cryptostylis). Губа этих растений, с точки зрения человека, не всегда имеет сходство с самкой насекомого, тем не менее самцы пытаются спариваться с ней и уносят поллинии, которые, изменив во время полета свое положение на наклонное, при следующем «спаривании» точно попадают на рыльце.

Рассмотрим теперь опыление нескольких представителей трибы неоттиевых — листеры, или тайника, неоттии, или гнездовки, и эпипактиса, или дремлика. Принципиальное отличие их от представителей трибы орхидных состоит в том, что поллинии их лишены каудикул и контактируют с клювиком своей верхушкой (рис. 146, *1*). У листеры в начале цветения клювик, как ширма нависающий над рыльцем, не имеет связи с поллиниями. Внутри клювик подразделен на ряд камер, содержащих липкую жидкость. Пыльник вскрывается еще в бутоне, и поллинии свободно лежат на клювике, защищенные вытянутой верхушкой тычиночной нити. Удлиненная раздвоенная на конце губа имеет по центру продольную бороздку, в которой скапливается нектар. Мелкие двукрылые и перепончатокрылые садятся на губу и, слизывая нектар, постепенно двигаются снизу вверх. Заканчивая трапезу, они поднимают головку вверх и касаются клювика. Из него тотчас выступает капля клейкой жидкости, которая приклеивается одновременно и к головке насекомого, и к поллиниям. Через несколько секунд эта жидкость затвердевает, прочно цементируя поллинии на голове насекомого. Поскольку поллинии из-за отсутствия хвостиков не способны здесь к движению, это компенсируется движением клювика и явлением протандрии. У более старых цветков, из которых извлечены поллинии, клювик поднимается кверху, освобождая широкий доступ к рыльцу. И множество разнообразных насекомых, для которых невзрачные цветки листеры с открытым нектаром очень привлекательны, успешно совершают перекрестное опыление.

Сходный механизм перекрестного опыления характерен для гнездовки, но пыльцевые массы здесь гораздо более рассыпчаты, и пыльца часто самопроизвольно падает на рыльце или переносится мелкими ползающими насекомыми в пределах одного цветка. Это вызывает самоопыление, которое является здесь, по-видимому, нормой. У неоттии бывают и клейстогамные цветки, развивающиеся под землей или в моховом покрове и образующие нормальные семена. Есть сообщения о клейстогамии и у других неоттиевых.

Опыление *дремлика болотного* (Epipactis palustris, рис. 150) производят главным образом одиночные осы и, как выяснено Л. Нильсоном (1978), строение и размеры частей губы являются идеальной адаптацией к строению и размерам их тела. Губа дремлика разделена на 2 подвижно сочлененные половины: дистальную (эпихилий) и базальную (гипохилий). Эпихилий у своего основания утолщен, снабжен посредине глубокой бороздкой и краями обращен вверх, причем расстояние между краями очень мало (1,7 мм), так что там может разместиться только мелкое насекомое, у которого верхний сегмент брюшка меньше этой величины. Из жалящих перепончатокрылых со стебельчатым брюшком наиболее подходящие размеры имеют осы рода эвменес (Eumenes), которые и являются самыми эффективными опылителями этих растений (по наблюдениям Л. Нильсона в Швеции). Первый сегмент их брюшка имеет своеобразную колокольчатую форму, идеально соответствующую величине и форме эпихилия. Когда оса (рис. 150) садится на эпихилий, он, будучи подвижно сочленен с гипохилием, прогибается под ее тяжестью вниз и при кратковременной потере равновесия оса делает инстинктивное балансирующее движение своим брюшком, приводящее ее в контакт с клювиком и поллиниями. Нектар дремлика, отделяемый в чашевидной части губы, обладает наркотическим действием, что, возможно, зависит от сбраживающих процессов, вызываемых в нем дрожжевыми грибками, которые там обнаружены. Оса после посещения одного цветка еще способна сбросить с себя поллинии своими сильными ножками, но после посещения не-

скольких цветков она, отравленная нектаром, падает на землю и уже не может лететь и переползает от цветка к цветку, от соцветия к соцветию, нагруженная гроздьями поллиниев. А цветки дремлика долго не увядают и после опыления, продолжая выделять дурманящий нектар, неудержимо влекущий к ним насекомых во все время цветения. Кроме эвменеса, цветки дремлика опыляют и другие насекомые, другие одиночные осы, шмели, муравьи.

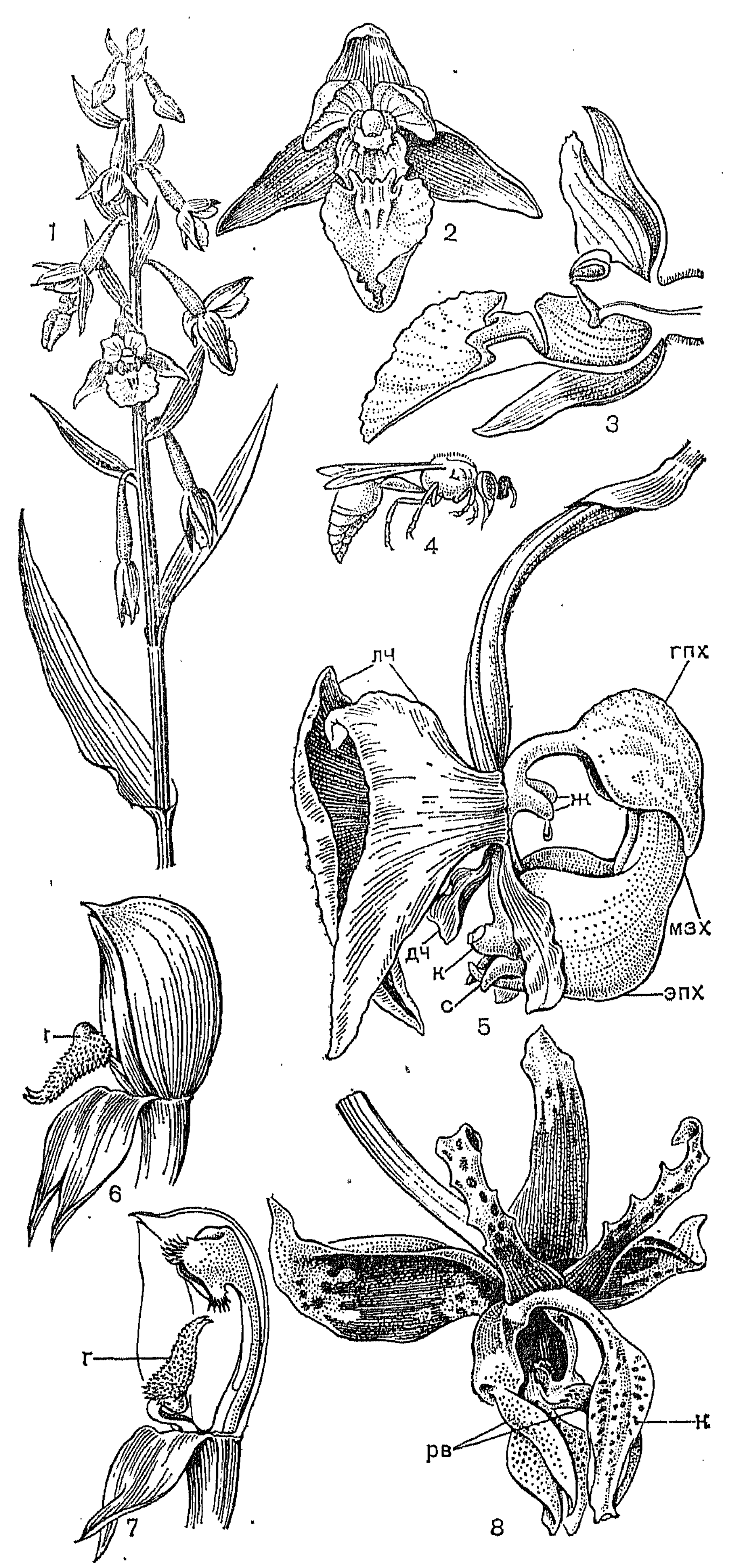


Рис. 150. Опыление орхидных.

Дремлик болотный (Epipactis palustris): *1* — верхняя часть растения; *2* — цветок; *3* — разрез цветка, показывающий соответствие формы сложной губы форме тела опылителя (*4*). Кориантес пятнистый (Coryanthes maculata): *5* — цветок (*гпх* — гипохилий, *мзх* — мезохилий, *эпх* — эпихилий, *ж* — желёзки, выделяющие капли жидкости, *лч* — латеральные чашелистики, *дч* — дорсальный чашелистик, *к* — колонка, *с* — устройство для стока жидкости, через которое выползает насекомое). Птеростилис длиннолистный (Pterostylis longifolia): *6* — цветок с губой (*г*) в нормальном положении; *7* — цветок с поднявшейся губой (часть околоцветника удалена). Стангопея тигровая (Stanhopea tigrina): *8* — цветок (*к* — колонка, *рв* — роговидные выросты губы, направляющие насекомое по ее скользкой вогнутой средней части к верхушке колонки).

Характерное строение колонки эпидендровых и вандовых (рис. 146) с пыльником, расположенным на ней сверху, как шапочка, обусловливает особенности опыления этих растений. Поллинии приклеиваются к насекомым в момент, когда опылители покидают цветок и при этом приподнимают крышку пыльника. Пыльник, если он опадающий, приклеивается к насекомому вместе с поллиниями, а если он качающийся (сидит на тонкой нити с подвижным сочленением), то при прикосновении он отскакивает назад, выбрасывая поллинии (рис. 151). Сохранение крышки пыльника, снимающейся вместе с поллиниями, препятствует опылению того же цветка и, кроме того, действует как раздражающий фактор для насекомого, заставляющий его взлететь, чтобы избавиться от помехи. Сбросив с себя пыльник, насекомое с прикрепившимися поллиниями летит на следующий цветок, производя перекрестное опыление. У *дендробиума золотистоцветкового* (Dendrobium chrysanthum), по наблюдению Ч. Дарвина, после посещения насекомого включается еще дополнительный механизм, гарантирующий самоопыление. Поллинии здесь, если не успели приклеиться к опылителю после скачкообразного движения пыльника, провисают на эластичной нити до самой губы венчика. Губа же под действием толчка от взлетающего насекомого подбрасывает поллиний так, что он попадает на рыльце собственного цветка, где и прикрепляется.

В опылении вандовых большое значение имеет характерная для их поллиниев ножка, которая выполняет здесь ту же роль, что и каудикула в трибе ятрышниковых. Ножка вследствие высыхания на открытом воздухе и сокращения способна к движению, может свертываться, наклоняться, складываться, благодаря чему поллинии занимают положение, необходимое для точного попадания на рыльце; длина ее в сложенном виде обычно соответствует глубине рыльцевой полости. От движения ножки происходит также сбрасывание с поллиниев крышечки пыльника. Ножки вандовых бывают очень разной формы. Каудикулы, как правило, скрыты в поллиниях, тем не менее они прочно прикрепляют их к ножке и благодаря их прочности поллинии могут быть удержаны и отор-

ваны только очень липким рыльцем, что соответствует состоянию его зрелости. Тем самым также обеспечивается перекрестное опыление. Насекомых привлекает нектар, выделяемый в глубоком нектарнике, расположенном на внутренней стенке рыльцевой полости ниже рыльца или в шпорце губы. Опыление производят крупные насекомые, нередко пчелиные и бабочки, вынужденные глубоко просовывать в узкую рыльцевую щель свои хоботки, чтобы добыть нектар. Во многих случаях эта щель так узка, что способ введения в нее поллиниев остается не вполне ясным.

Успеху перекрестного опыления нередко способствует особая структура губы. У прекрасной орхидеи азиатских тропиков *фаленопсиса* (Phalaenopsis) губа снабжена у своего основания разной формы придатками. У *фаленопсиса Шиллера* (P. schillerana) этот придаток имеет форму кресла (рис. 151,*1—8*), на котором удобно устраивается муха, просовывающая свою голову в круглое отверстие рыльцевой полости, где имеется нектар. Прямо над этим отверстием нависает клювик, действительно имеющий здесь форму птичьего клюва, верхушка которого легко прилипает к голове мухи. Когда муха закончит свой обед, она вытягивает из пыльника оба поллиния, соединенные с прилипальцем клювика, и летит с ними на другой цветок. За краткое время перелета ножка поллиниев изгибается, по выражению А. Кернера фон Марилауна (1891), подобно лебединой шее, и в другом цветке направленные вперед поллинии входят в рыльцевую полость и приклеиваются к рыльцевой поверхности. У некоторых других видов фаленопсиса придатки губы захлопываются как щипцы вокруг насекомого, заставляя его извлечь поллинии вместе с пыльниками.

Но наиболее интересный механизм опыления среди вандовых имеет, пожалуй, представитель неотропической подтрибы *катасетовых* (Catasetinae) род *катасетум* (Catasetum, рис. 152). Для видов этого рода характерны однополые цветки, причем мужские и женские резко различаются по внешнему облику. Иногда образуются еще и обоеполые цветки, причем все три варианта могут встречаться в одном соцветии. Собранные отдельно растения с мужскими и женскими цветками раньше принимали за особые роды, пока не выяснилось, что одно и то же растение может производить женские цветки в один сезон, мужские — в другой и смешанное соцветие — в третий. Факторы, вызывающие такое чередование, недостаточно изучены. По мнению К. Додсона (1962), изучавшего опыление этой группы орхидных, это обусловлено главным образом изменением экологических условий. В мужских цветках видов катасетума

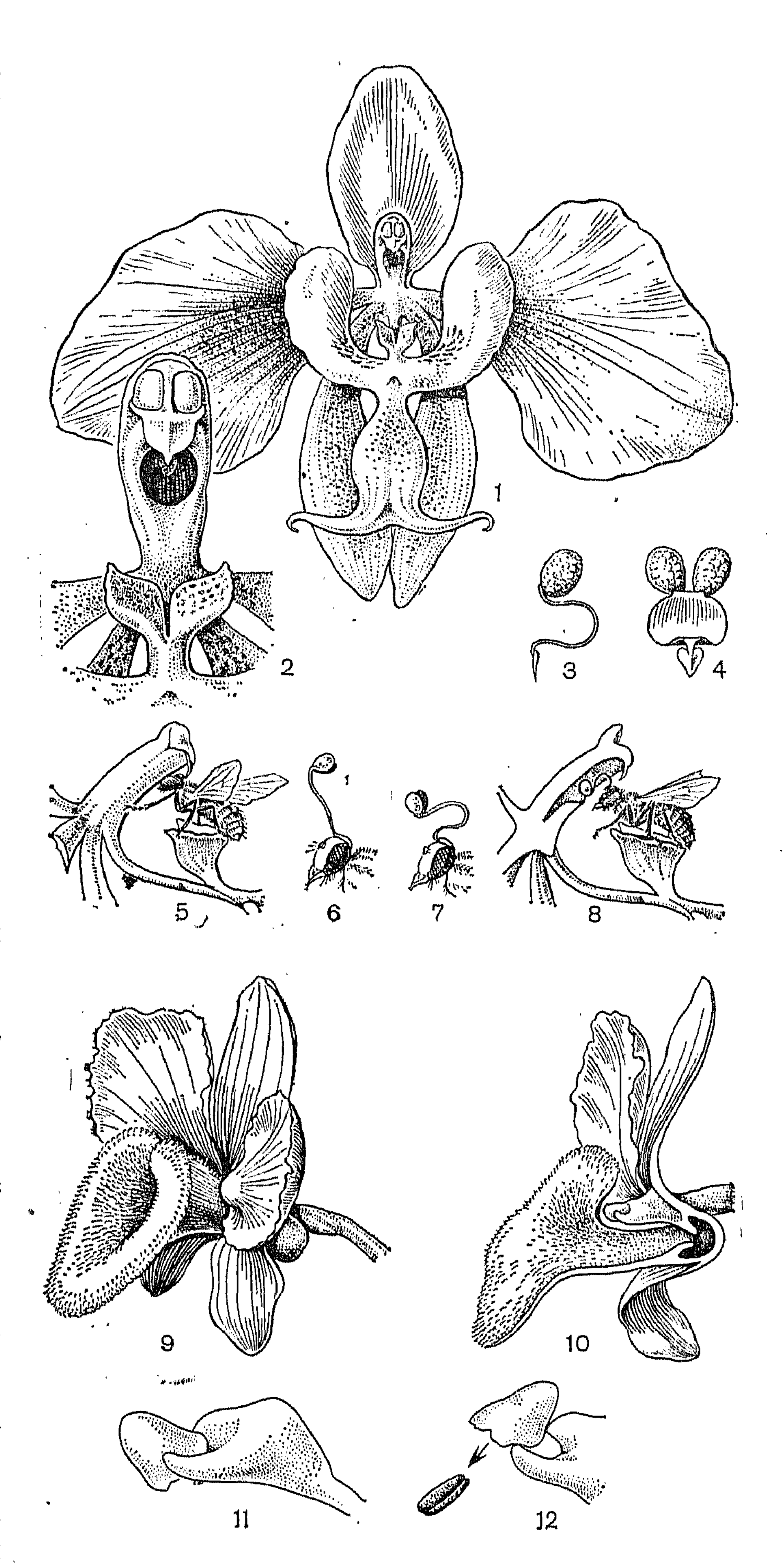


Рис. 151. Опыление орхидных.

Ф а л е н о п с и с Ш и л л е р а (Phalaenopsis schillerana): *1* — цветок, губа которого имеет придаток в виде «кресла»; *2* — колонка; *3*, *4* — поллинарий спереди и сбоку; *5* — муха, севшая на «кресло», извлекает поллинии; *6* — голова мухи с приклеившимся поллинарием; *7* — ножка извлеченного поллинария изогнулась как лебединая шея; *8* — поллиний вводится в рыльцевую полость следующего цветка. Д е н д р о б и у м б а х р о м ч а т ы й (Dendrobium fimbriatum): *9* — цветок; *10* — разрез цветка; *11* — верхушка колонки; *12* — качающийся пыльник при прикосновении откидывается назад, и поллинии выбрасываются на насекомое.

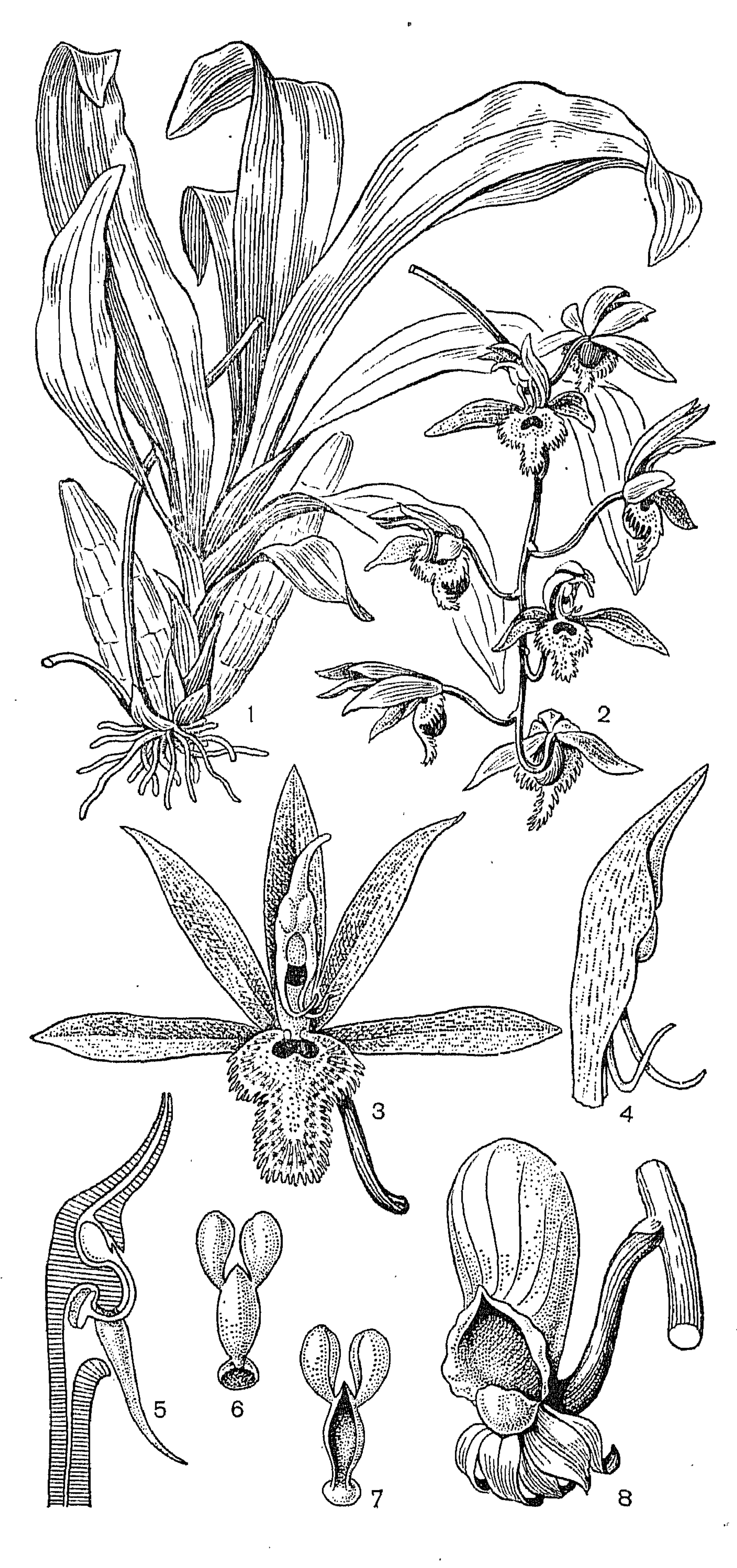


Рис. 152. Катасетум мешковидный (Catasetum saccatum):

1 — общий вид; 2 — соцветие из мужских ресупинированных цветков; 3 — мужской цветок; 4 — колонка с раздражимыми антеннами; 5 — продольный разрез колонки; 6, 7 — поллинарий в разных положениях; 8 — женский цветок.

колонка имеет длинные роговидные выросты-антенны, отходящие от клювика по обеим сторонам пыльника к центру цветка или к полости губы. Раздражимые антенны при прикосновении к ним насекомого срабатывают как спусковой механизм, освобождая натянутую как тетива ножку поллинария, который при этом выстреливает вперед прилипальцем на грудь насекомого. Опыление *катасетума крупноязычкового* (C. macroglossum) представлено на схеме (рис. 153, из К. Додсона, 1962). Цветки его с губой, занимающей верхнее положение, начинают испускать сильный мускусный запах через 2—3 дня после расцветания. Этот запах неудержимо влечет самцов пчел из рода эвлема (Eulaema). Они охватывают губу, вползают в цветок в перевернутом положении и начинают передними ножками скрести внутреннюю поверхность губы. Выделяющийся при этом пахучий секрет воздействует на их хеморецепторы, расположенные на подушечках передних ножек. Во время этой работы пчела слегка задевает кончик антенны, расположенной как раз над углублением в губе, наиболее привлекательным местом, откуда исходит самый сильный запах. И спущенные стрелы — поллинарии вместе с крышечкой пыльника прикрепляются к ее тораксу. Клейкое вещество прилипалец вмиг затвердевает, поллинарии слегка отклоняются вниз и назад вдоль средней линии брюшка, и в таком положении пчела вносит их в женский, также нересупинированный цветок, где ведет себя так же, как в мужском. В женском цветке провисающие в направлении рыльцевой щели поллинарии захватываются липкой рыльцевой поверхностью при выходе пчелы из цветка. Женские цветки катасетума испускают сильный запах до тех пор, пока не будут опылены, иногда в течение месяца, но через несколько часов после опыления запах исчезает.

Другие виды подтрибы катасетовых, включающей еще 2 рода — *мормодес* (Mormodes) и *цикнохес* (Cycnoches), также способны выбрасывать поллинарий на опылителя, отличаясь деталями строения спускового механизма и способами прикрепления поллинариев. Опыление производят исключительно самцы пчел подсемейства эвглоссовых (Euglossinae), особенно из родов эвлема и эвглосса. Прежние сообщения о том, что пчелы обгрызают различные выросты на губе, не подтверждаются современными наблюдениями. Цветки не отделяют и нектара, так что единственным привлекающим фактором являются вещества, выделяемые осмофорами на губе растений. Эти пахучие вещества оказывают на насекомых наркотическое действие, пчелы совершенно теряют осторожность и обнаруживают острое прист-

растие к «наркотику», по нескольку раз возвращаясь в один и тот же цветок. По некоторым предположениям (С. Фогель, 1966), самцы пчел, собирающиеся в скопления, используют этот цветочный запах, чтобы привлекать самок. Такие же «наркотические» вещества, сходным образом воздействующие на самцов пчел, выделяют и некоторые другие орхидеи из вандовых, в частности эпифитный род стангопея, цветок одного из видов которого — *стангопеи тигровой* (Stanhopea tigrina) — изображен на рисунке 150,*8* и на таблице 38,*1*. Очень крупные, пятнистые, сильно пахнущие цветки этой орхидеи парами свисают с ветвей деревьев. Занимающие самое нижнее положение в цветке губа и колонка располагаются напротив друг друга. Губа отчетливо разделена на 3 части (эпихилий, мезохилий, гипохилий), из них средняя часть имеет 2 крупных, направленных к колонке выроста, похожих на рога. «Голова быка» — называют это растение на его родине в Мексике. Привлекаемые запахом самцы эвглоссы скребут передними ножками углубленную поверхность верхней части губы, «пьянеют» и сползают вниз по гладкой, как каток, поверхности, «рога» же точно направляют их к колонке. При этом эвглосса задевает острие клювика со стороны прилипальца и уносит с собой поллинии.

Опишем еще несколько хитроумных приспособлений к опылению у орхидных. *Кориантес* (Coryanthes), замечательный род американских орхидей, часто поселяется на гнездах древесных муравьев. Его крупные, у некоторых видов достигающие в диаметре 13 см, цветки парами свисают вниз на длинных ножках. Замечателен этот род оригинальной формой своей губы, состоящей, как и у стангопеи, из трех частей (рис. 150,*5*). Гипохилий имеет форму ножки, отклоняющейся под прямым углом от оси цветка и от основания колонки и расширенной пузыревидно в месте перехода в цилиндрический мезохилий. От мезохилия отходит горизонтально и параллельно «ножке» (гипохилию) нижняя часть губы (эпихилий), которая и определяет все «события» опыления. Эпихилий имеет форму ванночки с очень гладкими стенками. Когда цветок полностью открыт, в «ванночку» стекает капельками бесцветная жидкость, выделяемая двумя желёзками, расположенными у основания колонки. Избыток жидкости вытекает через «сточную трубочку» — трехрогий отросток, действующий как носик у чайника. Колонка свисает вниз, причем ее изогнутая верхушка располагается как раз над этой трубочкой. Цветение продолжается 3—4 дня, чашелистики увядают раньше, делая губу еще более заметной насекомым. Привлекаемые сильным запахом, самцы эвглоссовых садятся на

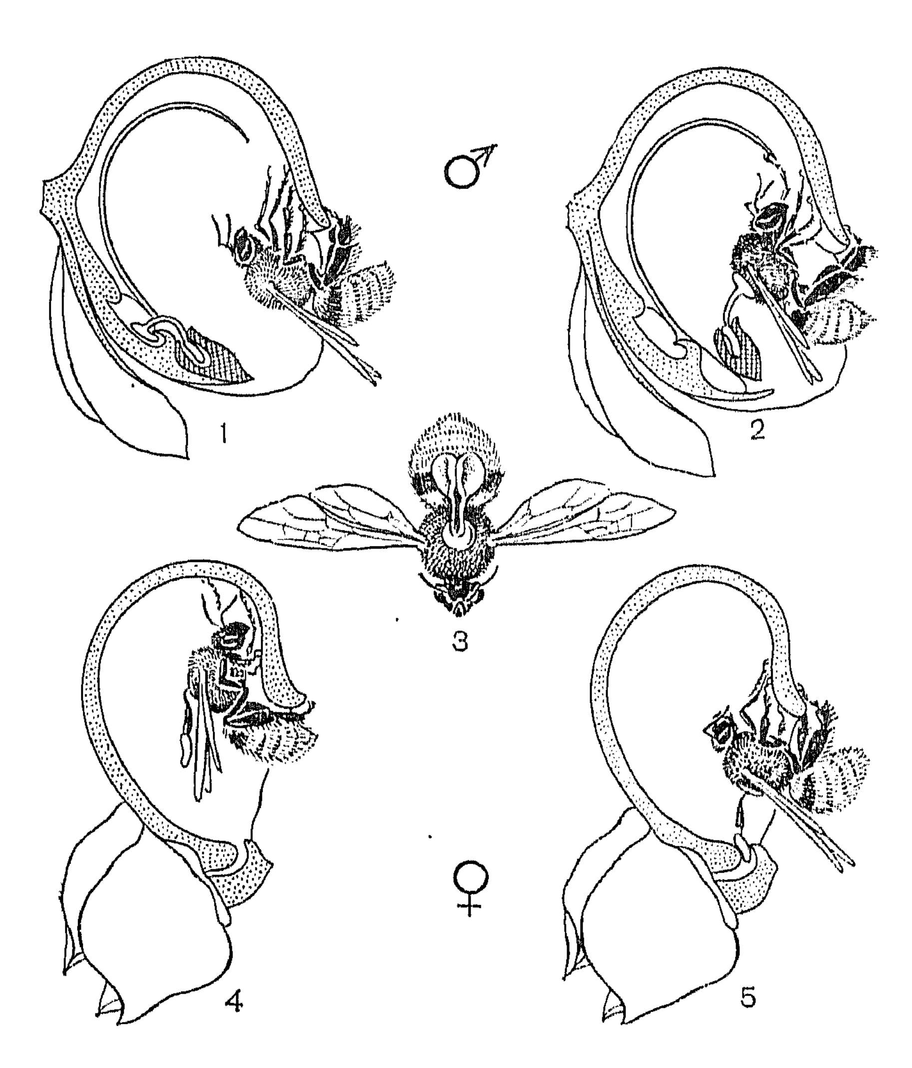


Рис. 153. Схема опыления катасетума крупноязычкового (Catasetum macroglossum) с пересупинированными цветками:

1 — пчела в перевернутом положении вползает в мужской цветок, охватывая губу; *2* — пчела касается антенны, и поллинарий вместе с пыльником выстреливает на насекомое; *3* — при перелете на следующий цветок крышка пыльника слетает, а поллиний изменяет свое положение; *4* — пчела вползает в женский цветок; *5* — поллинии захватываются в рыльцевую полость, когда пчела покидает женский цветок.

губу и, как и в предыдущих случаях, скребут поверхность гипохилия. «Пьянея», а также в результате борьбы друг с другом за место у «вкусного стола» они сваливаются в приготовленную для них ванну. Приняв «холодную ванну», они начинают барахтаться в поисках выхода и выползают через «сточную трубочку», тесно примыкающую к колонке, поллинии при этом приклеиваются к насекомому. По наблюдениям П. Аллена (1950), для того чтобы выбраться из ловушки, пчеле требуется около 45 мин. После удаления поллиниев цветок перестает издавать запах, но на следующее утро запах появляется вновь и снова привлекает насекомых, чем достигается перекрестное опыление.

Отметим еще несколько способов опыления, связанных с подвижностью губы и цветков. У многих орхидных части губы подвижно сочленены друг с другом или губа соединена эластичным сочленением с основанием или выростом (ножкой) колонки и совершает колебательные движения на ветру. Мелкие невзрач-

ные цветки *бульбофиллума бородконосного* (Bulbophyllum barbigerum) из Западной Африки в результате дрожания губы и булавовидных волосков на ее верхушке становятся похожими на маленьких трепещущих насекомых и привлекают опылителей-мух. А у *цирропеталума украшенного* (Cirrhopetalum ornatissimum) эффект аналогичного колебания цветков еще усиливается благодаря постоянному мерцательному движению ресничек на их боковых лепестках.

Дрожание цветков видов южноамериканского рода *онцидиум* (Oncidium) предназначено для использования в опылении сложных непищевых инстинктов насекомых. Самцы некоторых перепончатокрылых, например рода центрис (Centris), покидают гнезда и сидят в засаде, охраняя свою территорию от вторжения пришельцев. И когда желто-коричневые пятнистые цветки онцидиума начинают при порыве ветра дрожать, насекомые принимают их за вторгшихся представителей другого вида, подвергают внезапной атаке с целью изгнания соперников со своей территории и производят опыление.

В ряде других случаев подвижно сочлененная губа действует как механическое приспособление для приведения насекомого в контакт с колонкой. У американской наземной орхидеи *калопогона красивейшего* (Calopogon pulchellus), цветки которого напоминают стайку расположившихся на стебле розовато-лиловых бабочек, губа обращена вверх и заканчивается желтой бородкой. Пчелы летят на яркую бородку, цепляются за нее, и под действием тяжести пчелы губа, обладающая подвижным сочленением, прогибается вниз, приводя спинку пчелы в контакт с колонкой. А у многих видов орхидных с перевернутыми цветками губа способна благодаря своей раздражимости или смещению центра тяжести к внезапному движению вверх в направлении колонки, опрокидывающему насекомое спиной на рыльце и пыльник. Такое замечательное устройство имеют многие виды бульбофиллума, виды *плакоглоттиса* (Placoglottis), чувствительной подвижной губой известны австралийские представители трибы неоттиевых *калеана* (Caleana), *дракея* (Drakaea), *спикулея* (Spicullaea), *птеростилис* (Pterostylis). Цветок рода птеростилис с губой в двух положениях изображен на рисунке 150,*6*,*7*. Два лепестка и один из чашелистиков этого цветка образуют колпачок над колонкой, и, когда взметнувшаяся вверх губа закроет вход в этот колпачок, насекомое оказывается заключенным во временной тюрьме, из которой оно выпускается после того, как губа снова откинется и станет опять чувствительной к прикосновению. За это время пытающееся освободиться насекомое успевает извлечь поллинии или произвести опыление.

Приведенные примеры не дают, конечно, сколько-нибудь полного представления о бесконечно разнообразных и удивительных способах опыления орхидных. Интересующегося читателя мы отсылаем к увлекательной, выше цитированной книге Дарвина, многочисленным работам К. Додсона, Л. ван дер Пейла, Л. Нильсона, Р. Бейтса, М. Проктора и др.

Рассмотрим лишь еще некоторые общие аспекты опыления орхидных. Среди множества приспособлений к перекрестному опылению следует отметить одно, универсальное для семейства,— длительность цветения. Только у некоторых родов (стангопея, собралия, некоторые виды дендробиума) цветки остаются свежими 1—5 суток. У большинства орхидных цветки в ожидании опыления не увядают неделями и месяцами, до 2—3 месяцев у ванды, одонтоглоссума, онцидиума. У многих орхидных цветки в соцветии распускаются неодновременно и все соцветие имеет свежий вид еще более длительный срок. Иногда цветение его растягивается на целый вегетационный период, а новые ветви могут образоваться и на следующий год. В большинстве случаев соцветия выносятся далеко в пространство, для того чтобы они были видны и удобны для посещения летающим насекомым, но иногда, наоборот, ось соцветия и цветоносы сильно укорачиваются и соцветия прижимаются к субстрату, для того чтобы опыление могли производить ползающие насекомые. Пыльца у большинства представителей семейства находится в связанном состоянии и не может разноситься ветром. Да и рыльца не приспособлены для улавливания пыльцы из воздуха. Орхидные поэтому опыляются только животными (насекомыми и птицами) или самоопыляются. Как установлено К. Додсоном (1966), основную часть (50%) опылителей семейства составляют перепончатокрылые (Hymenoptera), особенно те из них, для которых пищей является нектар. На втором месте (18%) — чешуекрылые (Lepidoptera), особенно ночные бабочки, на третьем (12%) — двукрылые (Diptera). Колибри как опылители составляют всего 3%, установлено опыление ими красных цветков *дизы* (Disa), *масдеваллии* (Masdevallia), *эллеантуса* (Elleanthus) и др. Некоторые крупные роды орхидных, например *эпидендрум* (Epidendrum), могут опыляться разными опылителями, но многие другие роды адаптированы к опылению преимущественно одной группой насекомых. Так, большинство видов цимбидиума и дендробиума опыляют пчелы, многие виды масдеваллии, бульбофиллума с губой, часто превращенной в ловчий

аппарат, опыляют мясные мухи. Любку, ангрекум, хабенарию опыляют ночные бабочки, которые способны парить в воздухе и не нуждаются в посадочной площадке (губа у растений этих родов утратила свою функцию и либо обращена вверх, либо рассечена).

Бесконечно разнообразные форма и окраска околоцветника, различные вспомогательные устройства способствуют успеху перекрестного опыления орхидных. Они предлагают красные тона птицам, все оттенки красок — пчелам, грязно-фиолетовые или коричневато-красные — мясным мухам, снежно-белые — ночным бабочкам. А запахи их варьируют от запаха гниющего мяса до тончайшего аромата духов, исходящего часто от невзрачных и некрупных зеленовато-белых цветков.

Пыльца как пищевой фактор не имеет значения в опылении орхидных. Она экономично упакована в поллинии, не тратится впустую и у большинства видов вся целиком попадает на рыльце, что способствует оплодотворению сотен тысяч семязачатков, которые находятся в каждой завязи и из которых разовьются сотни тысяч семян. Основной «товар», который предлагают насекомым растения с помощью яркой «рекламы»,— это нектар. Иногда он открытый и выделяется в бороздках губы, у основания колонки, или он скапливается в глубине рыльцевой полости или в шпорцах, отходящих от основания губы, иногда от чашелистиков. У некоторых орхидных нектарники осевые, они пронизывают на разную глубину стенки завязи и иногда пузыревидно вздуты. Разная длина шпорцев соответствует разной длине хоботков опылителей. Поразительной длины достигают шпорцы у некоторых видов ангрекума, *аэридеса* (Aerides), *аэрангиса* (Aerangis). У *ангрекума полуторафутового* (Angraecum sesquipedale) их длина составляет 21—30 см! Долго оставалось загадкой, какое же насекомое может достать нектар, скапливающийся на дне этого шпорца. И хотя Ч. Дарвин еще в 1877 г. предсказал существование гигантской бабочки с очень длинным хоботком, открыта она была на Мадагаскаре только в 1903 г. Бабочка ксантопан Моргана-предсказанная (Xanthopan morgani-praedicta) имеет свернутый в спираль хоботок длиной 22,5 см. Эта или подобные ей бабочки вполне могут достать нектар из длинного шпорца ангрекума.

Иногда насекомые отгрызают волоски и разнообразные выросты на губе растения. Известны случаи собирания ими воска с губы *орнитидиума* (Ornithidium). У *эрии* (Eria), *полистахии* (Polystachia) и *максиллярии* (Maxillaria) на губе образуется пыльцевидный порошок, поедаемый насекомыми. Но не всегда они находят в цветках то, что ищут: шпорцы оказываются пустыми, желтые, похожие на наполненный пыльцой пыльник пятна на губе — окрашенными волосками, а заманчивые резервуары с жидкостью — хитрыми ловушками, из которых не выбраться без «принудительной работы» по опылению. Обман — это еще один и весьма эффективный способ привлечения насекомых к опылению в этой группе растений. Но наиболее замечательным приспособлением можно считать использование ими в опылении непищевых инстинктов насекомых (сексуальных, защитных) и широкое привлечение к опылению самцов пчел и ос, т.е. группы насекомых, обычно не участвующей в опылении растений. Ф. Г. Бригер (1971), Р. Л. Дресслер (1981) объясняют такую своеобразную адаптацию тем, что семейство орхидных вступило на арену эволюции, когда уже существовало множество конкурентов, снабжавших опылителей пищей — нектаром и пыльцой, и орхидеи вынуждены были искать другие пути обеспечения опыления.

Казалось бы, при таком совершенстве приспособлений к опылению результатом должна быть 100-процентная завязываемость семян. На самом деле это сверхсовершенство оборачивается обратной стороной. Именно в силу очень узкой специализации цветки орхидных часто остаются неопыленными. Ч. Дарвин приводит следующие цифры и наблюдения: в тропических лесах Южной Бразилии у эпидендрума на 370 цветков образовалась только одна коробочка, 223 цветка опали неопыленными, а из 146 оставшихся только у 4 были удалены поллинии. Очень редко образует коробочки обильно цветущая в Бразилии ваниль, не более чем 1 цветок из 1000 дает коробочку у *дендробиума красивого* (Dendrobium speciosum) в Новом Южном Уэльсе. Только 5 коробочек на 200 цветков завязалось у *кориантеса трехлопастного* (Coryanthes triloba). Не очень плодовиты и орхидные в Европе. Многие из них прибегают к самоопылению для поддержания своего существования. Не являются ли в таком случае все достижения длительного приспособительного развития орхидных по отношению к определенным насекомым своего рода «ошибкой эволюции»? Ответом на этот вопрос служит тот факт, что орхидные — одно из двух крупнейших семейств цветковых растений, освоившее почти все экологические ниши на Земле. Ограниченные в силу узкой специализации возможности опыления компенсируются у них невероятно высоким количеством семян, которое образуется в каждой коробочке. Ч. Дарвин подсчитал, что если бы все семена *пальчатокоренника пятнистого* (Dactylorhiza maculata, табл. 33,*3*) благополучно прорастали, то правнуки одного растения «почти могли бы

покрыть однообразным зеленым ковром всю поверхность суши на земном шаре». И того небольшого количества семян, которые превращаются во взрослые растения, орхидным вполне достаточно для продолжения рода в ненарушенных природных условиях.

Масса одного семени в коробочке орхидных составляет от десятых до тысячных долей миллиграмма. Около 76—96% объема семени занимает воздух. Ботаники XVI в., составители травников полагали даже, что орхидные вообще не имеют семян, а коробочки их содержат только пыль. Иероним Бок считал, что проростки орхидных появляются из животного семени птиц. И в XVII в. встречались еще утверждения, согласно которым орхидные вырастают не из семян, а из спермы животных.

Из раскрытых коробочек семена орхидных выдувает ветер. Помогают ему гигроскопические волоски, перемешанные с семенами в коробочках многих видов орхидных. Эти длинные волоски, сплетенные как войлок, при малейшем изменении влажности скручиваются и извиваются. Когда в сухую погоду коробочки открываются, волоски начинают свое интенсивное движение, перемещая семена ближе к поверхности, откуда их сдувает ветер. Сами коробочки также гигроскопичны и при увлажнении воздуха немедленно закрываются, чтобы раскрыться вновь при сухом ветре.

У наземных орхидных коробочки, как правило, направлены вверх, у эпифитных они расположены горизонтально или повисают. Поникающее положение коробочек у эпифитов способствует тому, что семена понемногу падают вниз, задерживаясь на многочисленных ветвях лесных деревьев, которые они встречают на пути и в коре которых они могут найти подходящее место для прорастания. Воздушные потоки выдувают семена наземных орхидных из вверх торчащих коробочек и относят их от материнского растения. Только у крупных наземных орхидных, растущих на открытых пространствах, коробочки могут быть поникающими.

Цветоносы в процессе развития коробочек часто вытягиваются в длину, в особенности если соцветия густые или если растения очень низкие, полуспрятанные в мох или лесную подстилку. Шлемовидные цветочки крошечной австралийской орхидеи *корибаса расширенного* (Corybas dilatatus), растущей колониями среди кустов или в расщелинах скал, едва приподнимаются над лежащим на почве ее единственным листочком. Коробочки же ее на сочных цветоносах выступают на несколько сантиметров вверх. У некоторых сапрофитных орхидных, растущих в густой тени лесов, цветонос при плодоношении удлиняется в 15—30 раз, увеличивая семенам возможность подальше отлететь от материнского растения.

Легкие, почти невесомые семена орхидных способны преодолевать большие расстояния. Достаточно сказать, что 4 вида орхидей были среди первых растений, поселившихся на острове Кракатау после катастрофического извержения вулкана.

У очень немногих видов орхидных в распространении семян участвуют животные. Млекопитающие и птицы поедают сочные стручковидные плоды ванили. Возможно, животные поедают и ягодовидные коробочки некоторых апостасиевых. И семена в этих сочных плодах имеют плотную, а не воздушную оболочку, характерную для распространяемых ветром семян.

У некоторых эпифитных орхидных, особенно растущих на муравьиных гнездах, в оболочке семян содержатся капельки масла, и такие семена растаскивают муравьи. У болотных орхидных семена могут распространяться водой. Имеет значение в жизни орхидных и вегетативное размножение. Многие из них завоевывают новые территории с помощью расползающихся корневищ и их отпрысков. А у маленькой торфяной орхидеи из Северной Европы *гаммарбии болотной* (Hammarbia paludosa) для размножения служат крошечные округлые выводковые почки, располагающиеся по краю листа. Псевдобульбы и куски корневищ орхидных иногда вымываются штормами на берег и, по крайней мере у некоторых видов, способны после путешествия в соленой воде утвердиться на новом месте.

Начало орхидологии восходит к древней Греции, когда Теофраст (IV — III вв. до н. э.) в своем «Исследовании о растениях» впервые употребил греческое слово orchis для обозначения одного из этих растений, а затем в I в. н. э. это же название Диоскорид дал двум растениям в своих сочинениях о лекарственных травах. Orchis — по-гречески означает «яичко» и указывает на сходство парных подземных клубней орхидных с яичками животных.

Интерес к орхидеям в Европе, где они не отличаются пышной красотой, долгое время определялся только их предполагаемыми лекарственными свойствами. Очень рано возник интерес к орхидным в Азии и Америке. В Китае они были введены в культуру более 1000 лет назад, а в научной литературе они упоминаются уже в III в. н. э. Во времена Сунской империи (960—1279) выпускались монографии по орхидным, в частности, по роду *цимбидиум* (Cymbidium, табл. 37,*2*), где описывались уже и методы его культуры. Орхидеи — излюбленный мотив в древнекитайской живописи, они изображались также в росписи по фарфору,

в вышивках по шелку. В травнике ацтеков (Badianus manuscript, 1552) содержится самое раннее в Америке изображение орхидей и, кроме изображенного рода ваниль, упоминаются еще несколько орхидных.

Первые экзотические орхидные попали в Европу в конце XVI — начале XVII вв. Со слов путешественников было известно, что орхидеи растут на деревьях, и долгое время в Европе полагали, что они являются паразитами и на их культивирование смотрели как на безнадежное дело. Тем более ценились единичные экземпляры, привезенные из дальних путешествий и бережно сохранявшиеся в частных коллекциях. Интерес к орхидеям все возрастал, и люди отправлялись за ними в дальние страны. Охотников за орхидеями подстерегали в девственных лесах тропиков многочисленные опасности, немало из них поплатилось своей жизнью за добывание новых видов. Но игра стоила свеч! Цены на орхидеи в XVIII—XIX вв. были необычайно высоки. Цена некоторых особо редких орхидей превышала десятилетний заработок уэльского шахтера. Уникальность каждого экземпляра, невозможность вырастить орхидеи из семян (о необходимой для этого микоризе тогда еще не знали), трудности добычи и транспортировки оправдывали эти высокие цены. За выгодным товаром снаряжали дорогостоящие экспедиции. Одни добывали таким способом огромное состояние, других ждало разочарование.

В начале XX в. была открыта возможность выращивания орхидей из семян, заражая их эндофитным грибом от материнского растения. Были разработаны способы их выращивания на искусственных питательных средах с добавлением углеводов и других органических веществ. Такие открытия положили начало культуре орхидей в широких масштабах. Этому способствовало также усовершенствование оранжерей в связи с введением новой системы отопления (водой по трубам).

Одновременно с освоением семенного размножения открылась новая сторона в культуре орхидей — возможность получения гибридов, превосходящих красотой и грацией родительские формы. Первый межвидовой гибрид *каланта Домини* (Calanthe × dominii) зацвел в 1856 г. Он был выведен английским садоводом-селекционером Джоном Домини путем скрещивания C. masuca × C. furcata (*Каланта масука × Каланта вильчатая*). А первый межродовой гибрид — *лелиокатлея* (Laeliocattleya) — был выведен в 1863 г. Число гибридных орхидей быстро росло, в гибридизацию вовлекались все новые компоненты, были получены гибриды трех и даже четырех родов. Сейчас в некоторых родах искусственных гибридов насчитывается больше, чем чистых видов. Документированные списки тысяч новых гибридов публикуются ежемесячно специальными журналами, свидетельствуя о терпеливой и целеустремленной работе селекционеров-орхидологов, тратящих десятилетия на опыты по получению гибридных растений.

Способность к гибридизации выражена у орхидных и в природе. Впервые гибридные формы были открыты у наземных орхидей в европейской флоре. Это были гибриды кокушника длиннорогого и *нигрителлы черной* (Gymnadenia conopsea × Nigritella nigra), обнаруженные в Альпах вблизи Гренобля. Позднее были открыты многие другие естественные межвидовые и межродовые гибриды как у наземных, так и у эпифитных орхидей. Случалось, что после получения искусственного гибрида совершенно идентичный гибрид находили и в природе.

В настоящее время в совершенстве освоено разведение орхидей в оранжереях и комнатах, а выращивание этих растений стало одним из ведущих направлений в цветоводстве многих стран. Многочисленные любители и специалисты объединяются в общества (сейчас их в мире более 400), издают специальные журналы по орхидным. Существуют общества даже по отдельным родам орхидных. Созываются локальные и международные конференции, устраиваются выставки. За наиболее выдающиеся достижения в селекции орхидей учреждаются премии. Наиболее развита культура орхидей в США, особенно в Калифорнии, где известные фирмы выращивают огромное количество цимбидиумов, каттлеи, фаленопсиса и других орхидных. Фирмы продают также проростки, семена и все необходимое для выращивания орхидей.

Получение тропических орхидей больше не связано для европейцев с риском: многочисленные фирмы в тропических странах производят сбор орхидей в лесах и выращивают их на экспорт. Товар отправляется в заморские страны большими партиями, и случается, что европейцы открывают теперь новые виды не в тропических лесах, а в витринах магазинов. Так было, например, с открытием одного из видов пафиопедилума, который был замечен двумя любителями-орхидологами в витрине магазина в Золингене среди растений другого, известного уже вида — *пафиопедилума мозолистого* (Paphiopedilum callosum). После тщательного анализа, сделанного специалистами, выяснилось, что это неизвестный науке вид. Место его сбора и экологию уточнил по запросу управляющий фирмой-экспортером в Северо-Восточном Таиланде Сукхакул, в честь которого вид и был назван *пафиопедилум Сукхакула* (P. sukhakulii).

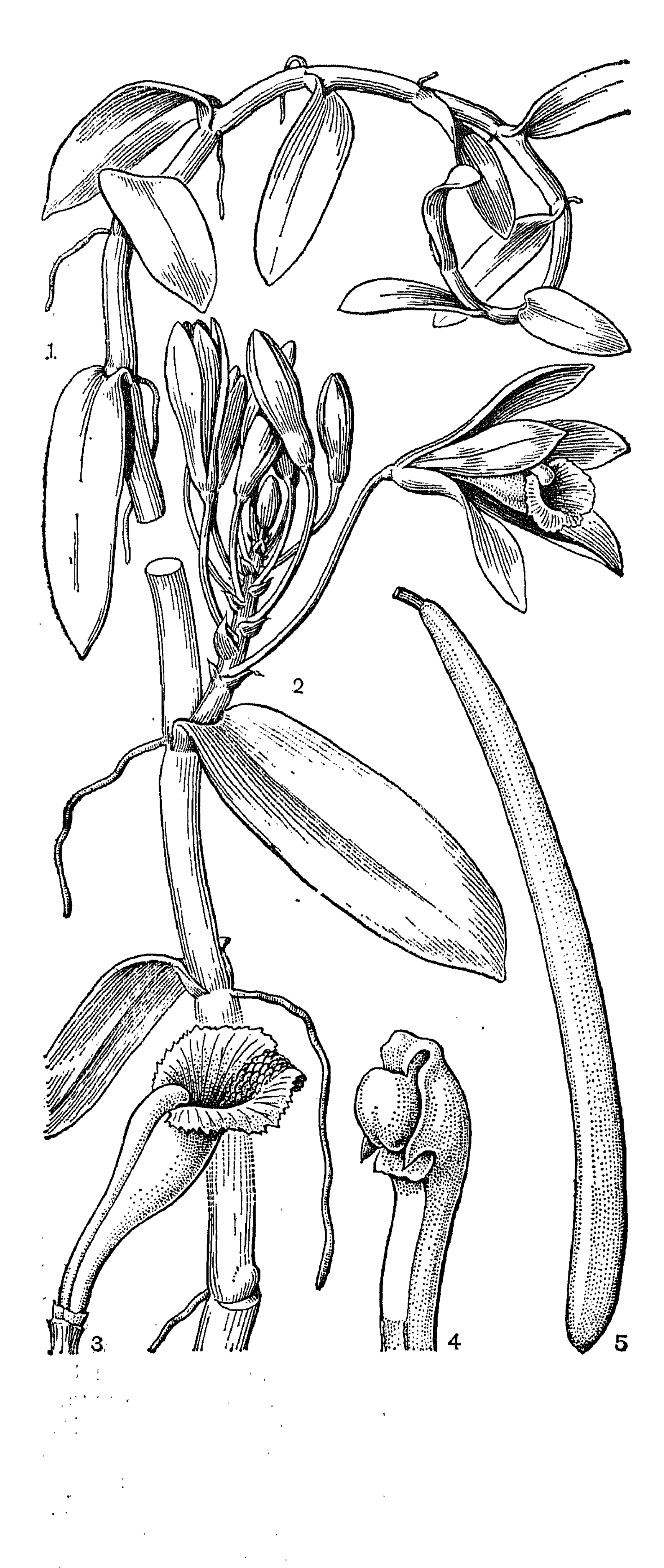


Рис. 154. Ваниль плосколистная (Vanilla planifolia):

1 — молодой стебель с воздушными корнями; 2 — часть стебля с соцветием; 3 — губа, свернутая в трубку и заключающая колонку; 4 — колонка; 5 — плод.

Экспорт наиболее популярных видов орхидей в отдельных странах измеряется сотнями тысяч экземпляров в год. Значительную часть этого количества в прежние годы составляли орхидеи, добытые в природе. И хотя сейчас хищническое истребление орхидей сократилось в связи с хорошей организацией их культуры, примерно $^1/_3$ количества их видов находится под угрозой вымирания. Этому способствуют также и интенсивная вырубка лесов, проведение сельскохозяйственных мероприятий, промышленное загрязнение и любые другие разрушения естественных местообитаний, к чему орхидные особенности чувствительны. Многие виды орхидных внесены в списки охраняемых растений. Во многих странах выработано специальное законодательство, ограничивающее сбор и экспорт орхидей. Организованы природные заповедники, идут работы по вегетативному размножению видов, находящихся под угрозой исчезновения.

Подлежат охране и многие из наших местных орхидей — офрис, ятрышник, циприпедиум, пыльцеголовник, *анакамптис* (Anacamptis), *комперия* (Comperia) и многие другие. Выкапывание растений, сбор их на букеты, приводящий к истощению их подземных органов, наносят непоправимый вред природным популяциям этих редких и замечательных растений. И если вам встретится на пути это маленькое чудо природы — цветущая орхидея — и вы протянете руку, чтобы в один миг ее сорвать, остановитесь и вспомните, что, может быть, именно этому растению потребовалось около десяти лет, чтобы пройти длинный и сложный путь от семени до первого цветения!

Орхидные называют семейством «аристократов» среди растений. Они обогащают духовный мир человека, как это делают шедевры искусства. Орхидеи-птицы, орхидеи-бабочки, -гномы, -ящерицы, -лягушки, -пауки, -медузы, -лебеди! Где еще найдутся такие необычайные формы, такое буйство красок, такие удивительные запахи? За красоту и уникальность многие страны выбрали местные орхидеи своими национальными символами. Орхидея-голубь, или орхидея-«святой дух» (*перистерия высокая* — Peristeria elata),— национальный цветок Панамы. В центре этого снежно-белого цветка как бы сидит кроткий голубь со слегка приподнятыми крыльями — такую форму имеет здесь колонка. Испанские монахи, впервые увидевшие перистерию в Мексике, сочли ее цветок за воплощение святого духа и использовали как иллюстрацию в своем учении. Индейцы и до сих пор поклоняются этому цветку. Виды каттлеи выбраны национальными цветками Коста-Рики и Венесуэлы, *ликаста* (Lycaste) — национальный цветок Гватемалы.

Орхидеи нередко изображаются на почтовых марках. Первая марка с изображением ванили плосколистной появилась в 1905 г. в Гваделупе. А к настоящему времени 86 стран выпустили уже свыше 400 разных марок с изображением орхидей.

Немногие орхидные имеют чисто практическое значение в жизни людей. Ваниль — первое американское орхидное, которое стало известно европейцам. Испанские конкистадоры, возглавляемые Кортесом, обнаружили эту дикорастущую лиану на юго-восточном побережье Мексики. Ваниль, или «черный цветок» на языке ацтеков, использовалась индейцами для ароматизации шоколада и приготовления напитка, который «придает телу силу гладиатора, уносит прочь усталость, прогоняет страх и укрепляет сердце». Уже в начале XVI в. была сделана первая малоуспешная попытка интродуцировать ваниль в Европу. Успех был достигнут только в 1807 г. в Англии, откуда затем ваниль, размноженная вегетативно, разошлась по садам других стран Европы. В условиях культуры ваниль не давала плодов, да и на родине она образует их в небольшом количестве. Попытки вместе с ванилью интродуцировать некоторые виды возможных ее опылителей не увенчались успехом. И только когда стали производить опыление ванили искусственным путем, она начала давать урожай. Теперь этот метод используется также и на родине растения.

Используемые как пряность плоды *ванили плосколистной* (Vanilla planifolia), известные в коммерции как «бобы ванили», представляют собой длинные сочные цилиндрические коробочки длиной 10—25 см и шириной 0,8—1,5 см. После сбора их подвергают длительному процессу ферментации и сушки, в результате чего содержащийся в плодах гликозид глюкованилин расщепляется на глюкозу и свободный альдегид ванилин, после чего плоды приобретают запах. Сморщенные бурые «палочки ванили» употребляют в пищевой промышленности и в медицине для ароматизации лекарств. Дикорастущая ваниль плосколистная встречается в Юго-Восточной Мексике, Вест-Индии, Центральной Америке и на севере и западе тропической Южной Америки. Она представляет собой крупную, забирающуюся до вершин деревьев лиану (рис. 154) с мясистыми, почти сидячими удлиненно-эллиптическими или ланцетными листьями и пазушными соцветиями из зеленовато-желтых цветков. Промышленная культура ванили развита на Мадагаскаре, в Мексике, на островах Малых Антильских, Индийского и Тихого океанов, Малайского архипелага и др. Кроме ванили плосколистной, для получения ванилина используют еще американскую *ваниль помпонную* (V. pompona) и растущую на острове Таити в Тихом океане *ваниль таитянскую* (V. tahitensis). Их плоды, однако, ценятся гораздо ниже. В настоящее время значительную часть ванилина получают синтетически. Синтетический ванилин дешевле, но обладает менее приятным ароматом.

Некоторые орхидные нужны человеку как лекарственные растения. В медицине применяют салеп — высушенные корневые клубни видов ятрышника, пальчатокоренника, любки, кокушника и др. Как лекарственные растения, а также для приготовления ароматного чая применяют и многие другие орхидеи. Стебли некоторых орхидей используют в плетении и для изготовления музыкальных инструментов.

ПОРЯДОК БРОМЕЛИЕВЫЕ (BROMELIALES)

СЕМЕЙСТВО БРОМЕЛИЕВЫЕ (BROMELIACEAE)

Это одно из самых больших семейств однодольных, уступающее только орхидным, осоковым, злакам и пальмам. Оно насчитывает 46 родов и не менее 2100 видов. Почти все бромелиевые распространены в Новом Свете и лишь один вид — *питкерния плодовитая* (Pitcairnia feliciana) — встречается в тропической Западной Африке (Гвинея) совершенно изолированно от основного ареала семейства. В Америке бромелиевые приурочены главным образом к тропическим областям, особенно к бассейну Амазонки, где находится центр их разнообразия. Лишь немногие виды выходят за пределы тропиков, но и они ограничены рамкой тепло-умеренной зоны. Дальше всех на север продвинулась *тилландсия уснеевидная* (Tillandsia usneoides), или так называемый *«испанский мох»* (рис. 155). Это похожее на лишайник уснею эпифитное бромелиевое доходит вдоль Атлантического побережья Северной Америки приблизительно до 38° с. ш. в Восточной Вирджинии. В Южной Америке несколько видов бромелиевых доходит до островов Хуан Фернандес и до 44° ю. ш. в Чили и Центральной Аргентине.

Бромелиевые встречаются в самых различных местообитаниях: от дождевых лесов до пустынь и от морских побережий до высокогорий. Они растут на плодородной почве, на песках, на скалах, деревьях и на засоленном субстрате,

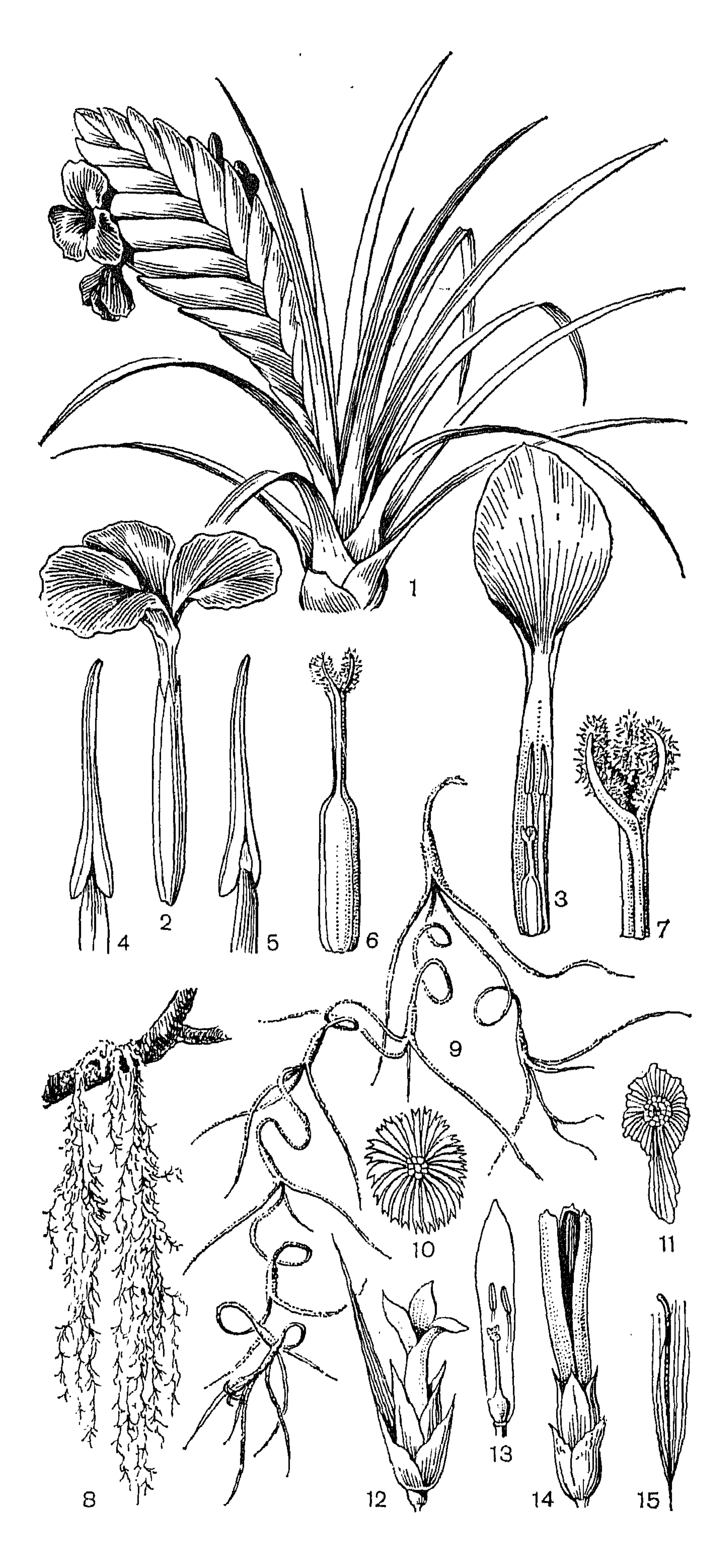


Рис. 155. Бромелиевые.

Тилландсия синяя (Tillandsia cyanea): *1* — часть растения; *2* — цветок; *3* — лепесток с тычинками; *4*, *5* — тычинки; *6* — гинецей; *7* — верхняя часть гинецея. Тилландсия уснеевидная (T. usneoides): *8*, *9* — общий вид; *10*, *11* — чешуевидные волоски; *12* — цветок; *13* — часть цветка; *14* — коробочка; *15* — семя.

на регулярно затопляемых берегах рек и даже на телеграфных проводах. Большинство наземных бромелиевых является ксерофитами. Суккулентные *гехтии* (Hechtia) растут на сухих почвах Южного Техаса и Мексики, некоторые виды *бромелии* (Bromelia) встречаются на песках вдоль большей части побережья Восточной Южной Америки, а в прибрежных пустынях Перу виды *тилландсии* (Tillandsia) густо покрывают грунт при почти полном отсутствии других высших растений. Очень многие бромелиевые являются скальными растениями, и в Юго-Восточной Бразилии огромные пространства гранитных утесов покрыты видами тилландсии и *фризеи* (Vriesea). *Энхолириум* (Encholirium) и *диккия* (Dickia) в Бразилии и *девтерохния* (Deuterochnia) и *аброметиелла* (Abrometiella) в Аргентине обычно растут на голых скалах под палящим солнцем. В Чили виды тилландсии вслед за лишайниками и мхами являются одними из первых пионеров при заселении обнаженных скал. Если лесное бромелиевое *фостерелла* (Fosterella), произрастающая в условиях высокой влажности и тепла, требует очень мало света, то виды *пуйи* (Puya), растущие на открытых вершинах Анд, получают максимум солнечного света и легко переносят очень резкие суточные колебания температуры. Многие бромелиевые приспособлены к местообитаниям, характеризующимся дефицитом азотистого питания. В пределах рода *питкерния* (Pitcairnia) можно наблюдать весь спектр приспособлений к самым различным местообитаниям, начиная от дождевого леса и кончая пустыней.

Почти все бромелиевые — многолетние травы, очень редко — кустарниковидные растения (девтерохния). Они обычно с очень укороченным стеблем, но многие тилландсии имеют удлиненный стебель, а виды рода пуйя имеют даже более или менее деревянистый стебель, который у *пуйи Раймонда* (Puya raimondii) достигает в высоту 9,5 м при толщине более 1 м и внешне несколько напоминает гигантские лобелии тропической Африки. Первичный корень бромелиевых отмирает очень рано, но у них развиваются придаточные корни. Строение корня зависит от того, служит ли он для прикрепления к субстрату и для питания, как у наземных видов, или же только для прикрепления к субстрату, как у эпифитов. У относительно самых примитивных бромелиевых (подсемейство *питкерниевые* — Pitcairnioideae) корни исполняют обычные для них функции поглощения воды и питательных веществ через корневые волоски. У большинства представителей этого подсемейства корни базальные, но у видов пуйи с простертыми стеблями они образуются в самых разных их ча-

стях. У представителей двух других подсемейств (*тилландсиевых* — Tillandsioideae и *бромелиевых* — Bromelioideae) корни утеряли большую часть своей функции поглощения и служат лишь для прикрепления к субстрату. У некоторых же видов тилландсии, включая «испанский мох», корни утеряли даже якорную функцию и атрофировались. У некоторых видов бромелии корни не имеют контакта с почвой и заканчиваются в пазухах листьев.

Листья у бромелиевых очередные, обычно многорядные, но у некоторых тилландсий и у нескольких видов подсемейства бромелиевых — двурядные. Большей частью они расположены в базальных розетках, реже стеблевые, у основания более или менее расширенные во влагалище, цельнокрайные или по краям колючепильчатые, обычно более или менее ксероморфные, с толстой кутикулой и хорошо развитой водозапасающей паренхимой между эпидермой и хлоренхимой. Для листьев бромелиевых очень характерны особые пельтатные (щитковидные) чешуи, состоящие из ножки и однослойного щитка; в процессе развития клетки щитка в конце концов отмирают, но клетки ножки могут остаться живыми в течение всей жизни листа. Отдельные клетки щитка неравномерно утолщены. Наиболее специализированные чешуи характерны для тилландсиевых. У представителей подсемейства питкерниевые и у длинностебельных видов тилландсии влагалища листьев не бывают сильно расширены и тесно налегают друг на друга. Чешуи на листьях служат у них только для уменьшения транспирации. У большинства видов подсемейства бромелиевых листовые влагалища расширенные и краями плотно охватывают друг друга, образуя «чаши» или «вазы», в которых во время дождей накапливается часто довольно много воды. Цистерна у растения может быть одна общая, образованная всеми листьями (одноцистерновый тип, как у *бильбергии* — Billbergia) или же чаще цистерна образуется у основания каждого листа (многоцистерновый тип). В эти цистерны попадают и в конце концов растворяются в них обычно довольно значительные количества органического вещества в виде микроорганизмов, отмерших листьев и других частей растений, мертвых животных (особенно насекомых), а также выделений живых водных личинок. Вода вместе с растворенными в ней питательными веществами всасывается придаточными корнями, развивающимися между основаниями листьев, или же чешуями, развивающимися на внутренней стороне листовых оснований, и таким образом растение получает как воду, так и дополнительную азотистую пищу. Поглощению азота способствуют гнилостные бактерии, переводящие органические вещества в растворимую форму (аминокислоты, амиды, мочевина). У более специализированных форм этого цистернового типа листовые чаши крупнее и поглощение воды вместе с растворенными в ней веществами осуществляется не придаточными корнями, а чешуями. В таких цистернах иногда может накапливаться очень много воды, часто несколько литров. У *фризеи гигантской* (Vriesea gigantea) бывает более 5 л воды, а у *гломеропиткернии* (Glomeropitcairnia) было установлено даже около 20 л жидкости.

Многие виды тилландсии с длинным стеблем, в том числе и «испанский мох», не образуют листовых цистерн. Они поглощают воду из атмосферы посредством чешуй, которые через живые клетки их ножек осмотически передают ее внутрь листа. При высыхании чешуи сморщиваются, что не мешает газовому обмену через устьица, но уменьшает испарение с поверхности листа. Благодаря такому приспособлению растение может пережить сухое время года. Остальные представители тилландсиевых эволюционировали в другом направлении — у них образовались листовые цистерны и чешуи, абсорбирующие воду, сосредоточенные преимущественно на влагалищах листьев. Подсемейство собственно бромелиевых также эволюционировало в двух направлениях, но у них не наблюдается столь далеко зашедшей ксероморфности, как у некоторых тилландсиевых. У большинства родов решение проблемы водного режима достигается посредством развития листовых цистерн, варьирующих от широких чаш до тонких труб.

С развитием листовых цистерн связано возникновение очень своеобразных биологических связей, неизвестных у других однодольных. В цистернах постоянно обитает много бактерий, цианобактерий, водорослей, высших растений и особенно животных. Они являются постоянным местообитанием листостебельного мха хукерии бромелиефильной (Hookeria bromeliophila). В цистернах крупных тилландсий часто встречаются пузырчатка почковидная (Utricularia reniformis) и пузырчатка лотосолистная (U. nelumbifolia), где они образуют столоны (плети), достигающие чаш соседних тилландсий. Пузырчатка Гумбольдта (U. humboldtii) приурочена к цистернам *броккинии кордилиновидной* (Brocchinia cordylinioides). Но в цистернах гораздо более многочисленны (не менее 350 видов) и играют гораздо бо́льшую роль представители животного мира. В них встречаются различные простейшие, черви, моллюски, членистоногие, большое число разнообразных насекомых (особенно мух) и даже позвоночные, как саламандры, лягушки (большинство из рода квакша — Hyla), ящерицы и змеи. Зем-

новодные не только размножаются в этих цистернах, но ночные формы находят здесь днем укрытия. Есть даже указание, что в полуаридной Северо-Восточной Бразилии один вид квакши находится в своего рода симбиотических отношениях с некоторыми видами бильбергии, в длинных трубчатых цистернах которых он живет. Эти квакши не только отсиживаются здесь в дневное время, но очень эффективно закрывают отверстие своей плоской головой и тем самым сохраняют влагу как для себя, так и для растения. Интересно также, что один вид квакши (квакша мелкожилковатая — Hyla venulosa) проводит все сухое время года в цистерне *бильбергии зебровой* (Billbergia zebrina). По мнению Б. Смита (1974), лягушки, возможно, являются важным фактором отбора в эволюции трубчатых цистерн некоторых видов бильбергии. В цистернах различных видов бромелиевых часто находят змей, а иногда также ящериц, проникающих туда в поисках пищи (насекомых, лягушек, саламандр).

Вегетативные органы бромелиевых имеют и целый ряд других приспособлений. Так, например, у некоторых видов тилландсии листья образуют крючки, посредством которых прикрепляются к ветвям поддерживающего растения, а у других видов превращаются в усики, которые обвиваются вокруг опоры. Многие наземные бромелиевые образуют ветвистые столоны, посредством которых они часто размножаются столь интенсивно, что цветут редко и еще реже плодоносят, как, например, род *криптантус* (Cryptanthus).

Сосуды у одних бромелиевых имеются во всех органах, у других — только в корнях и стеблях или только в корнях. Перфорация сосудов лестничная или реже простая.

Разнообразие вегетативных органов бромелиевых тесно связано с характером минерального питания и водного режима. На этом основании еще в прошлом веке известный немецкий ботаник А. Ф. В. Шимпер (1888) различал три биологических типа бромелиевых: 1) наземный, 2) эпифитный, накапливающий воду в цистернах, и 3) эпифитный, перешедший к поглощению атмосферной влаги через свои листья. Позднее американский ботаник Колин Питтендриг (1948), основываясь на своих исследованиях на острове Тринидад, переработал классификацию Шимпера и развил ее. Питтендриг, а вслед за ним Д. Бензинг (1980) в своей книге «Биология бромелиевых» различают следующие четыре биологических типа бромелиевых.

К первому типу относятся бромелиевые, добывающие воду и минеральные вещества непосредственно из почвы, для чего им служит хорошо развитая корневая система. Они не имеют цистерн и их листья играют лишь ничтожную роль или даже не играют никакой роли в добывании как влаги, так и солей. Чешуи на их листьях не обладают еще абсорбирующей способностью и служат лишь для уменьшения транспирации. К этому почвенно-корневому типу относится большинство представителей подсемейства питкерниевых, включая питкернию гехтию и фостереллу, и ряд представителей подсемейства собственно бромелиевых, например, некоторые виды бромелии.

Второй биологический тип бромелиевых, который можно назвать цистерново-корневым, отличается от почвенно-корневого типа прежде всего умеренно расширенными основаниями листьев, образующих цистерны. Чешуи на листьях бромелиевых этого типа хотя и могут поглощать воду и минеральные вещества, но лишь в небольших количествах. У некоторых цистерново-корневых бромелиевых корни не достигают почвы, но вместо этого растут вверх по направлению к основаниям листьев, где они внедряются в цистерну. Этот тип характерен для многих представителей подсемейства бромелиевых, включая бромелию и *ананас* (Ananas), и для очень немногих питкерниевых, как род *броккиния* (Brocchinia), произрастающий на торфяных болотах Гайанского нагорья. Кстати, есть подозрение, что это оригинальное бромелиевое — насекомоядное растение (Бензинг, 1980).

Следующий цистерново-бескорневой тип, характерный для многих тилландсиевых и ряда представителей подсемейства бромелиевых, имеет хорошо развитые цистерны, содержимое которых служит главным источником влаги и минеральных веществ в течение всей жизни растения, за исключением лишь ранних стадий развития. В отличие от предыдущего типа, пельтатные чешуи цистерново-бескорневых бромелиевых являются абсорбирующими структурами. Многие из представителей этого типа являются облигатными эпифитами, но довольно много также и факультативных эпифитов. Некоторые из них, как *фризея клейкая* (Vriesea glutinosa) растут на скалах. Имеется очень интересная мирмекофильная разновидность этого цистерново-бескорневого типа. У некоторых эпифитных видов *эхмеи* (Aechmea), например *эхмеи Мертенса* (A. mertensii), цистерны не являются вполне надежным источником влаги и питательных веществ. Поэтому эти виды поселяются на древесных муравейниках, из которых они извлекают значительное количество питательных веществ и влаги. При этом на одном и том же муравейнике могут расти разные виды эпифитов. К сожалению, биология этих «муравьиных садов» все еще недостаточно изучена и детали взаимоотношений компонен-

тов этих своеобразных экосистем не вполне ясны.

Наконец совершенно особый биологический тип представляют так называемые «атмосферные» бромелиевые, или просто «атмосферики». Карл Мец (1935) назвал их «атмосферными», так как все необходимое они получают из атмосферы. Все атмосферики — суккулентные ксерофиты. К ним относятся несколько сот видов рода тилландсия и несколько видов очень близкого рода фризея. Атмосферики растут на деревьях, на скалах и даже на сухом песке. Они густо покрыты высокоспециализированными абсорбирующими чешуями, не имеют расширенных листовых оснований и корневая система у них обычно рудиментарная или иногда полностью отсутствует (за исключением проростков). Когда же корни имеются, то они служат только в качестве своеобразных крюков, прикрепляющих растение к субстрату. Влагу атмосферики поглощают непосредственно из воздуха, а минеральное питание они получают исключительно из воздушной пыли и дождевой воды. Одним из наиболее типичных атмосфериком является пустынная перуанская *тилландсия пурпурная* (Tillandsia purpurea), которая вполне довольствуется минеральными веществами, находящимися в приносимой ветром пыли, и влагой, доставляемой густым туманом, регулярно приходящим со стороны Тихого океана. Она вполне благополучно растет в жаркой пустыне, где, не имея корня, просто лежит на сухом песке под палящими лучами тропического солнца.

Особой разновидностью биологического типа атмосферных бромелиевых являются «мирмекофильные атмосферики». Сюда относятся *тилландсия «голова Медузы»* (T. caput-medusae), *тилландсия Бутца* (T. butzii), *тилландсия луковичная* (T. bulbosa) и другие тилландсии с луковицеобразно расширенными основаниями листьев. В камерах этих «луковиц» живут муравьи, которые, в свою очередь, приносят растению двоякую пользу: они защищают его от различных вредителей и, кроме того, снабжают дополнительными питательными веществами. Питательными веществами служат продукты разложения различных вредителей, приносимых муравьями в камеры, и муравьиные экскременты.

Значительно больше половины всех бромелиевых являются эпифитами, факультативными или облигатными. По мнению А. Ф. В. Шимпера (1888), эволюция эпифитных бромелиевых происходила первоначально внутри тропического дождевого леса. Через ряд промежуточных форм примитивные наземные бромелиевые дождевого леса перешли сначала на нижние ветви деревьев, а затем некоторые из них в результате дальнейшей специализации их чешуй постепенно приспособились к относительно сухому верхнему пологу. Большинство бромелиевых цистернового типа являются факультативными эпифитами. Как отмечает Э. Мак Виллиамс (1974), нет резкой границы между эпифитной и неэпифитной средой, а в дождевом лесу один и тот же вид может иногда произрастать на земле, на тенистом стволе дерева и в верхнем ярусе. Интересно, что, как указывает тот же автор, в Перу некоторые виды тилландсии растут в качестве эпифитов на кактусах. Но даже и в дождевом лесу условия произрастания эпифитных бромелиевых могут быть периодически крайне сухими. По мнению Э. Мак Виллиамса, успех бромелиевых в проникновении в полог дождевого леса и в другие ксерические местообитания связан с эффективностью таких адаптивных механизмов, как: 1) абсорбирующие чешуи; 2) накопление воды в цистернах, образованных листовыми основаниями; 3) суккулентность; 4) темновая фиксация углекислоты; 5) опадающие листья некоторых бромелиевых (некоторые питкернии и род *айенсуа* — Ayensua на Гайанском нагорье); 6) неотения и гетерофиллия и 7) некоторые особенности семени и его способность к прорастанию в условиях недостатка влаги. В разных группах бромелиевых преобладающее значение приобретают те или иные из этих приспособлений. Так, развитие абсорбирующих чешуй было ключевым фактором в успешной колонизации ксерических местообитаний тилландсиями, а у большинства представителей подсемейства бромелиевых таким фактором было возникновение специальных резервуаров для воды.

Цветки бромелиевых собраны в простые или сложные кисти, колосья, головки или метелки, редко одиночные, обычно с хорошо развитым ярко окрашенным прицветником, который почти всегда более ярко окрашен, чем цветки. У некоторых бромелиевых цветущий стебель очень укорочен и соцветие сидит в центре розетки базальных листьев и обычно окружено покрывалом из ярко окрашенных прицветников. Удлиненные цветущие стебли могут нести листовидные стерильные прицветники, отличающиеся от обычных листьев только своей окраской, как у ананаса или у бильбергии, или же они могут образовать настоящий цветонос, несущий только несколько чешуевидных прицветников, расположенных непосредственно под цветками, как у тилландсий. В некоторых случаях цветущий стебель сохраняется в течение нескольких лет, одревесневает и каждый новый сезон производит новое соцветие. Фертильные прицветники морфологически соответствуют листовым основаниям. Цветки обоеполые или иногда функционально однополые

(некоторые виды гехтии и *катопсиса* — Catopsis), большей частью актиноморфные, почти всегда трехчленные, но в некоторых однобоких соцветиях, особенно висячих, наблюдается тенденция к зигоморфности, как, например, у питкернии. Околоцветник обычно с ясно различающимися между собой чашечкой и венчиком, каждый из которых состоит из 3 сегментов. Интересно почкосложение околоцветника, расположение его сегментов в цветочной почке: чашелистики скручены налево, а лепестки направо. Чашелистики зеленые и травянистые или более или менее лепестковидные, свободные или сросшиеся у основания. Лепестки почти всегда одинаковые, от линейных до яйцевидных, свободные или сросшиеся в короткую трубку, часто ярко окрашенные (белые, красные, желтые, зеленые или синие), как правило, снабжены на внутренней стороне и у основания парой язычковидных придатков, различающихся по форме и размерам у разных родов. К сожалению, функция этих придатков не вполне ясна. Тычинок 6 в двух кругах. В цветках со сростнолепестным венчиком нити тычинок более или менее сросшиеся с лепестками. Нити тычинок обычно узколентовидные, а пыльники линейные, подвижные, прикрепленные основанием или спинкой, вскрывающиеся интрорзно продольной щелью. Пыльцевые зерна однобороздные (подсемейство питкерниевые и тилландсиевые) или как однобороздные, так и 2- — многопоровые (подсемейство бромелиевые). Гинецей из 3 плодолистиков, синкарпный; столбик обычно длинный, тонкий, на верхушке более или менее 3-лопастный; завязь верхняя, полунижняя или нижняя, 3-гнездная, обычно с более или менее многочисленными анатропными или редко кампилотропными семязачатками в каждом гнезде. Характерно наличие септальных нектарников, приуроченных к перегородкам, разделяющим соседние плодолистики, и занимающих места вдоль линий срастания; нектар выделяется через отверстие у основания столбика и задерживается чешуями у основания цветка. Плод обычно септицидная коробочка или чаще (подсемейство бромелиевые) ягода. У ананаса и близкого к нему рода *псевдананас* (Pseudananas) отдельные ягоды срастаются в соплодие. Семена мелкие, с обильным мучнистым эндоспермом и большей частью маленьким, но иногда и довольно крупным зародышем. Семена, развивающиеся в плодах типа коробочка, обычно крылатые или с хохолковидным пучком волосков, образованным в результате расщепления удлиненного внешнего интегумента и верхушки семяножки, как у тилландсий.

Почти все бромелиевые — поликарпики, и лишь некоторые тилландсиевые и виды пуйи являются монокарпиками. Типичным монокарпиком является, в частности, гигантская пуйя Раймонда.

Бромелиевые протандричны. В то время, когда пыльники уже открыты и из них освобождается пыльца, рыльца спирально закручены в головку и таким образом еще не могут воспринимать пыльцу. Переносчиками пыльцы являются колибри, летучие мыши, различные насекомые (особенно пчелы, шмели, мотыльки и бабочки), а в некоторых случаях, по-видимому, также ветер. Опылителей привлекает обильный нектар, выделяемый септальными желёзками. Как количество, так и качество нектара (особенно содержание сахара) очень сильно варьирует у разных представителей семейства. Для птиц и летучих мышей обильный нектар в цветках многих бромелиевых имеет двоякое значение. Он является не только пищей, но и важным источником воды в сухое время года. Таково, несомненно, значение обильного, но сравнительно бедного сахаром нектара в цветках видов пуйи. Как отмечает М. Персиваль (1965), наблюдается замечательный параллелизм между уровнем нектара в цветочной трубке и длиной языка опылителя. Уровень нектара определяется чешуями на лепестках, представляющих очень важный таксономический признак для представителей подсемейства тилландсиевых и собственно бромелиевых. Очень многие бромелиевые, особенно виды с красными цветками, опыляются колибри, а некоторые из них, как виды фризеи и *текофиллума* (Thecophyllum), а также, вероятно, виды питкернии, раскрывающие свои цветки ночью и имеющие специфический запах, опыляются летучими мышами (Порш, 1932; С. Фогель, 1969).

В семействе бромелиевых преобладает перекрестное опыление, но немало видов перешло частично или даже полностью к самоопылению. Цветки некоторых видов *гузмании* (Guzmania) не раскрываются — они клейстогамны.

Семена бромелиевых обычно распространяются ветром, но у некоторых видов, произрастающих вдоль рек или в глубине дождевого леса, они распространяются, по всей вероятности, водой. *Навия* (Navia), семена которой лишены придатков, также является гидрохорным растением. Виды с семенами, лишенными придатков, но со съедобными сочными плодами являются преимущественно орнитохорами, некоторые из них распространяются также летучими мышами.

Многие виды бромелиевых размножаются главным образом вегетативно. У видов с розеточными листьями регулярно образуются вегетативные отпрыски. Виды с длинными стеблями вытягиваются, ветвятся и распадаются на отдельные особи, что особенно хорошо выраже-

но у «испанского мха». Имеется много видов, включая произрастающую на прибрежных пустынях Перу *тилландсию широколистную* (Tillandsia latifolia), которые являются живородящими — вместо цветков у них образуются маленькие растеньица.

Семейство бромелиевые состоит из 3 подсемейств — *питкерниевые* (Pitcairnioideae), *тилландсиевые* (Tillandsioideae) и собственно *бромелиевые* (Bromelioideae).

Питкерниевые — самое примитивное подсемейство бромелиевых. Это почти всегда наземные травы, редко кустарниковые растения (девтерохния), обычно с корнями, большей частью функционирующими. Листья обычно колючепильчатые. Завязь верхняя или почти верхняя и лишь у немногих видов питкернии и навии — нижняя. Плод всегда сухой, коробочка (обычно септицидная) или редко нераскрывающийся. Семена мелкие и легкие, почти всегда снабжены цельными придатками, которые отсутствуют лишь у *питкернии афеландрицветковой* (Pitcairnia aphelandriflora) и навии. В подсемействе 13 родов, из которых важнейшими являются пуйя, питкерния, навия и диккия.

В роде пуйя (рис. 156) около 170 видов, распространенных преимущественно в сухих областях, главным образом в Андах. Это наземные бесстебельные или чаще длинностебельные, часто гигантские травы; стебли простые или ветвистые, иногда вместе с соцветиями достигающие в высоту нескольких метров. Листья в густых розетках, кожистые, по краям колючие, обычно с широкими влагалищами. Чашелистики и лепестки свободные, после цветения закручивающиеся спирально. Тычинки свободные, несколько короче лепестков. Коробочка локулицидная и обычно также запоздало септицидная. Семена крупные, с дорсиапикальным крылом. Виды пуйи растут преимущественно на скалистых склонах в горах. Некоторые виды пуйи играют очень заметную роль в растительном покрове и нередко являются ландшафтными растениями. Многие виды имеют декоративное значение.

В близком к пуйе роде питкерния (рис. 156) около 260 видов. Они широко распространены в тропических областях Южной и Центральной Америки. Небольшие или крупные, большей частью наземные травы, бесстебельные или реже с более или менее длинными стеблями, очень разного облика. Некоторые виды питкернии имеют декоративное значение.

Род навия (рис. 157), насчитывающий около 75 видов, распространен в Южной Америке в областях к северу от Амазонки. Он представлен травами очень разного облика и размера, от высоких раскидистых растений, достигаю-

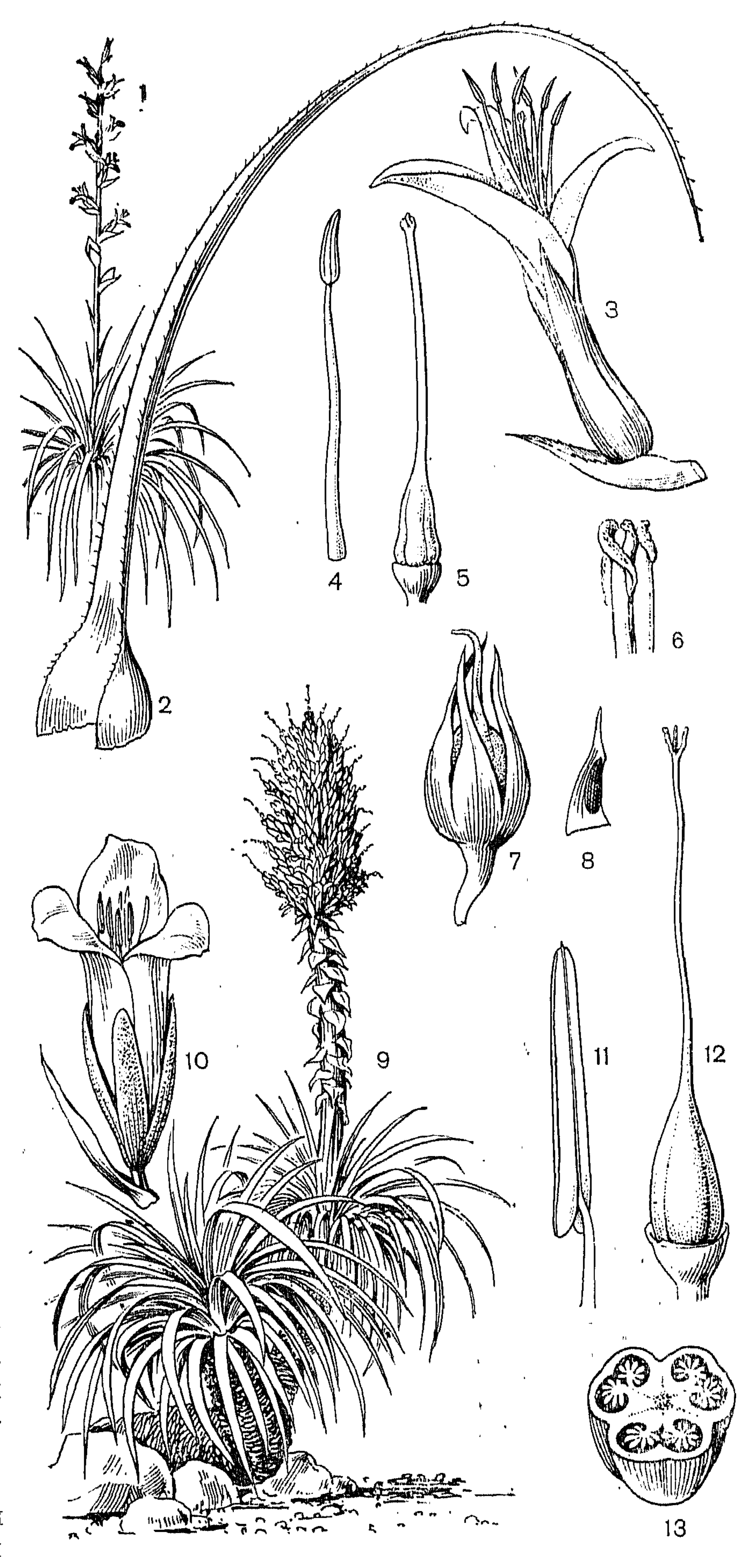


Рис. 156. Бромелиевые.

Питкерния удивительная (Pitcairnia mirabilis): *1* — общий вид растения; *2* — лист; *3* — цветок; *4* — тычинка; *5* — гинецей; *6* — верхняя часть гинецея; *7* — плод; *8* — семя. Пуйя Бертеро (Puya berteroniana): *9* — общий вид растения; *10* — цветок; *11* — тычинка; *12* — гинецей; *13* — поперечный разрез завязи.

щих в высоту 4—5 м, до низких, нередко подушковидных форм. Интересно, что один из низких, бесстебельных и, вероятно, однолетних видов навии (*навия скальная* — Navia rupestris) был описан известным американским ботаником Глисоном (1929) как вид тофилдии, т. е. был отнесен к совершенно другому семейству и даже другому порядку.

В роде диккия более 100 видов, распространенных исключительно в Южной Америке, главным образом в восточных и юго-восточных ее частях. Это мелкие или крупные травы с толстыми, часто ползучими корневищами. Листья в густых розетках, обычно с широкими, довольно мясистыми влагалищами.

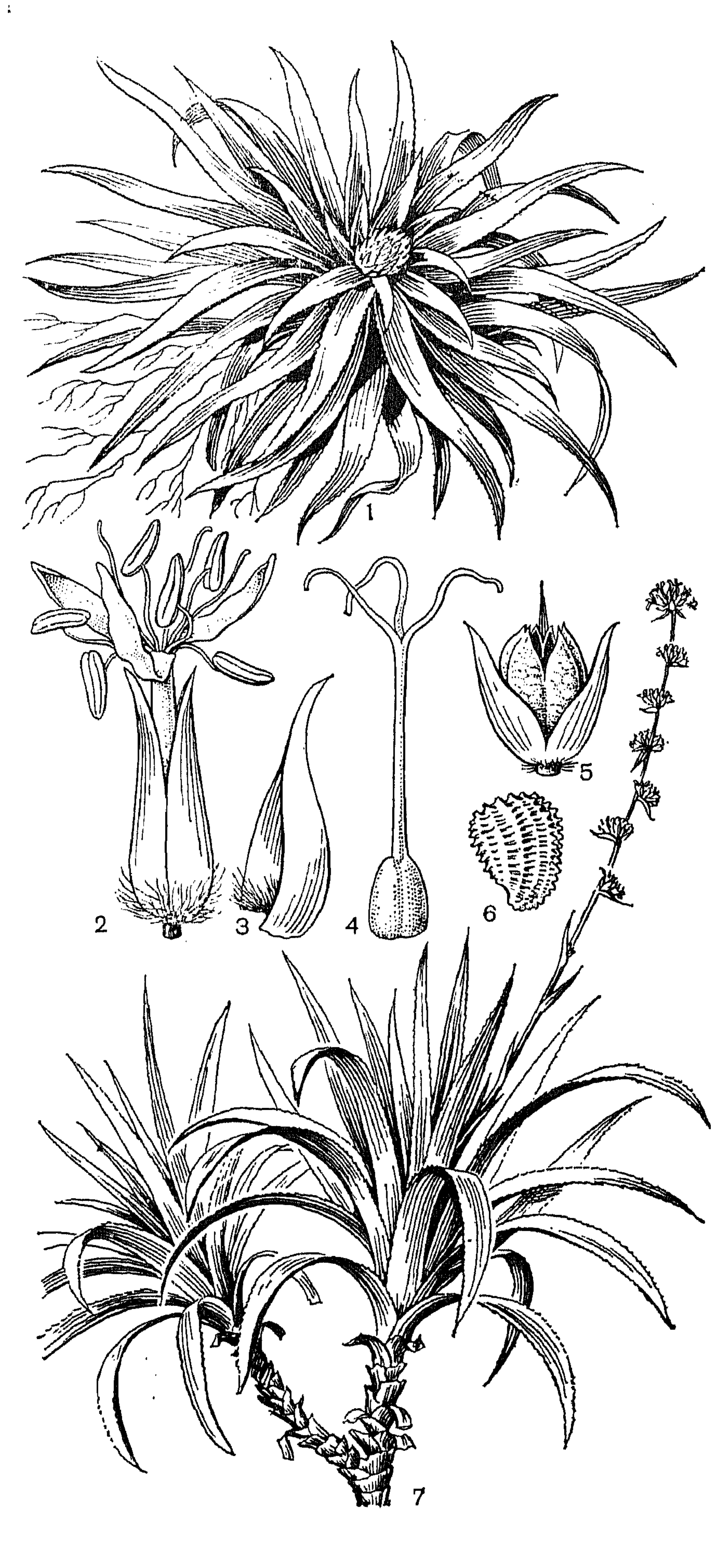


Рис. 157. Бромелиевые.

Н а в и я б е с с т е б е л ь н а я (Navia acaulis): *1* — часть растения; *2* — цветок; *3* — прицветник; *4* — гинецей; *5* — плод; *6* — семя. Н а в и я с т е б л е в а я (N. caulescens): *7* — часть растения.

Подсемейство тилландсиевые состоит из травянистых растений, ведущих большей частью эпифитный образ жизни. Корни часто функционируют только для прикрепления к субстрату и иногда полностью отсутствуют. Листья в розетках или в пучках, или же расположены вдоль стебля, цельнокрайные. Завязь верхняя или почти верхняя (за исключением рода *гломеропиткерния* — Glomeropitcairnia). Плод — септицидная коробочка. Семена с хохолковидными придатками. Важнейшие роды — тилландсия, фризея, гузмания.

Род тилландсия (рис. 155), насчитывающий более 400 видов, распространен по всему ареалу семейства. Он выходит относительно далеко за пределы тропической зоны, достигая тепло-умеренных областей Северной и Южной Америки. Габитуальные и биологические различия в роде тилландсия очень велики. За исключением «испанского мха», все виды тилландсии — прямостоячие растения. Одни из них имеют более или менее хорошо развитый стебель, другие же бесстебельные. Листья в розетках или в пучках или же распределены вдоль стебля. Как форма пластинки листьев, так и тип соцветия очень варьируют. Иногда все соцветие редуцировано до одного цветка. Чашелистики свободные или более или менее сросшиеся. Лепестки свободные. Наиболее известным представителем рода является «испанский мох» (рис. 155), который благодаря своим очень тонким, длинным (нередко достигающим 8 м), ветвистым побегам, свисающим с ветвей деревьев, действительно напоминает всем известный лишайник уснею. Своим обликом он сильно отличается от всех остальных тилландсий, особенно от розеточных «цистерновых» эпифитов. Как показал П. В. Томлинсон (1970), своеобразная жизненная форма тилландсии уснеевидной объясняется ее неотеническим происхождением. Сравнивая «испанский мох» с ювенильной стадией развития некоторых других тилландсий, Томлинсон пришел к выводу, что взрослые особи этого вида

сходны с их проростками. Но, как заключает П. В. Томлинсон, «испанский мох» не просто перманентная ювенильная форма исходных «цистерновых» тилландсий, но ювенильная фаза, специализировавшаяся в совершенно своеобразном направлении. Эти признаки специализации включают такие изменения, как удлинение междоузлий, что вместе с утерей способности к геотропической реакции и отсутствием механической поддержки определило висячий образ жизни. Взрослые особи рано или поздно теряют корни, хотя у проростков корни обычно имеются. В отличие от более крупных тилландсий с соцветиями в виде метелки цветки «испанского мха» одиночные, расположенные на верхушках побегов.

К тилландсии стоит очень близко род фризея, включающий около 250 видов, распространенных от Центральной Америки и Вест-Индии до Аргентины и крайнего юга Бразилии. Это бесстебельные и обычно эпифитные многолетние травы с розетками жестких цельнокрайных листьев. Соцветия разного типа, большей частью колосья. Чашелистики свободные или почти свободные, лепестки свободные или сросшиеся в трубку, которая значительно короче чашечки. В отличие от тилландсии, у основания каждого лепестка имеются 2 чешуи. Завязь верхняя или почти верхняя. Семена с придатком. Ряд видов фризеи имеет декоративное значение. Одним из наиболее декоративных видов является *фризея красивая* (Vriesea speciosa).

С тилландсией имеет много общего род гузмания (рис. 158). В нем около 130 видов, распространенных в Южной и Центральной Америке и в Вест-Индии, а *гузмания одноколосковая* (Guzmania monostachya) достигает Южной Флориды.

Подсемейство собственно бромелиевые — самое большое в семействе и по числу видов приблизительно равно двум первым, вместе взятым. В него входят травы, часто эпифитные, обычно бесстебельные. Корни в основном функционируют только для прикрепления к субстрату. Листья в розетках или пучках, обычно по краям колючепильчатые. Завязь нижняя. Плоды ягодовидные, но часто сухие. Семена, как правило, без придатков, редко с придатками. Главные роды — *неорегелия* (Neoregelia), *нидуларпум* (Nidularium), бромелия, бильбергия (рис. 159), эхмея и ананас. Центром разнообразия подсемейства бромелиевых является Восточная Бразилия.

Род неорегелия содержит более 50 видов, распространенных в тропиках Южной Америки. Листья в густых розетках, обычно колючепильчатые, а цветонос короткий, полностью заключенный в розетку. Среди видов неореге-

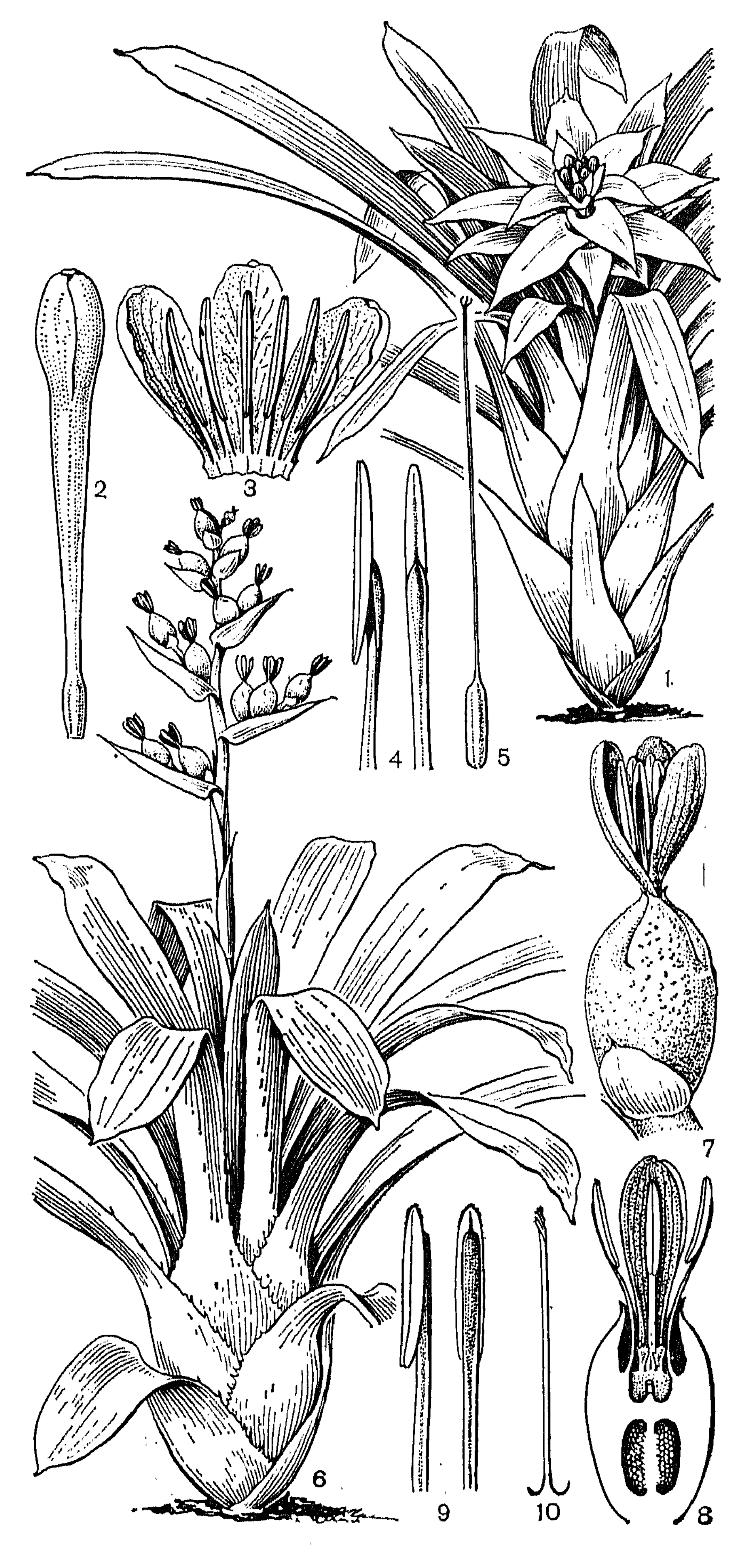


Рис. 158. Бромелиевые.

Гузмания меньшая (Guzmania minor): *1* — общий вид; *2* — цветок; *3* — верхняя часть цветка в развернутом виде; *4* — тычинки; *5* — гинецей. Эхмея Вайльбаха (Aechmea weilbachii var. leodienchis): *6* — общий вид; *7* — цветок; *8* — продольный разрез цветка; *9* — тычинки; *10* — верхняя часть столбика с рыльцем.

лии имеется ряд очень декоративных растений. К неорегелии очень близок род нидулариум (23 вида).

Род бромелия (около 50 видов) представлен наземными травами с розеткой жестких листьев и цветками, собранными в головки или метелки.

К роду эхмея относится более 170 видов эпифитных трав, распространенных в Вест-Индии и Южной Америке. Листья у них в розетках или пучках, жесткие. Некоторые виды эхмеи характеризуются бросающимися в глаза крупными, ярко окрашенными прицветниками, что придает им особую декоративность. Одним из наиболее декоративных видов является *эхмея королевы Марии* (Aechmea mariae-reginae) из Коста-Рики.

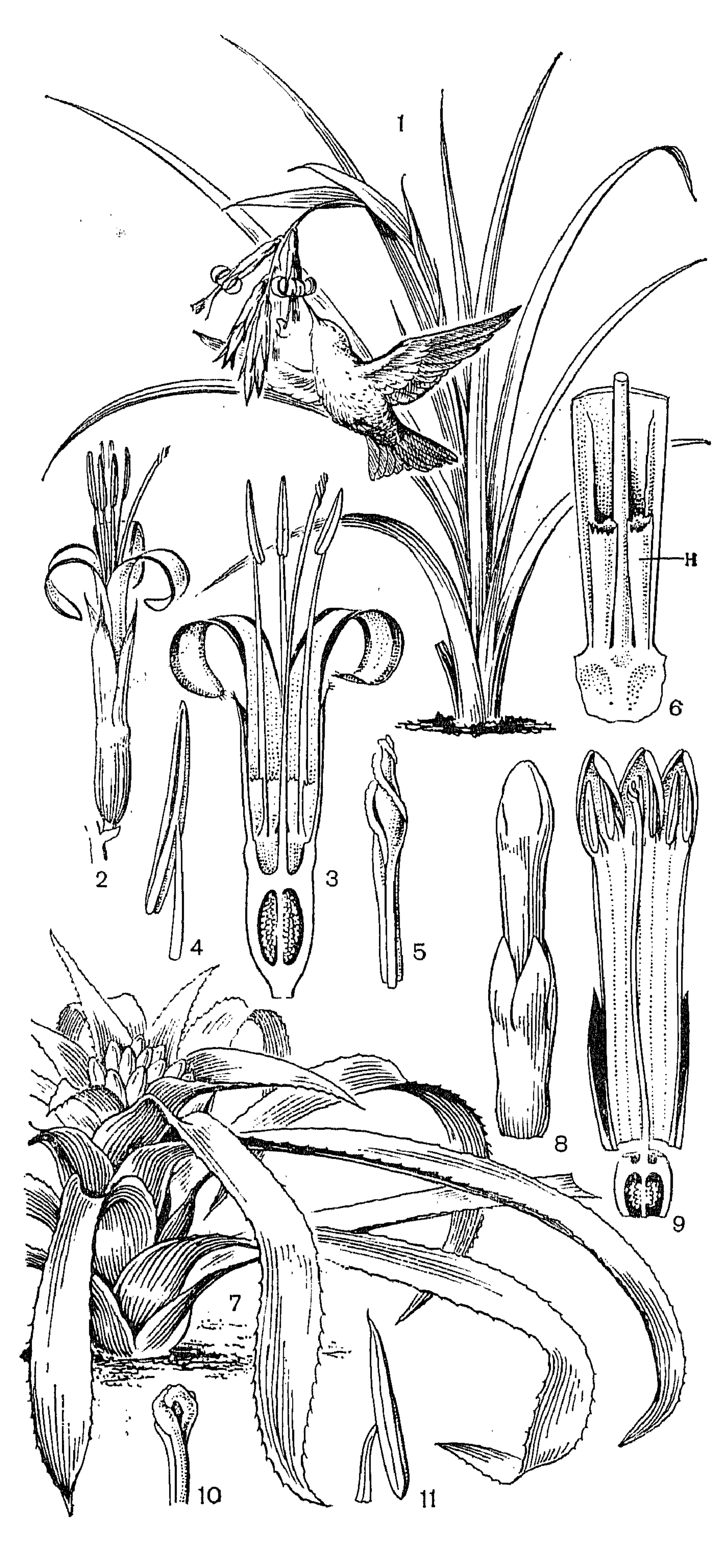


Рис. 159. Бромелиевые.

Бильбергия поникшая (Billbergia nutans): *1* — общий вид растения; *2* — цветок; *3* — продольный разрез цветка; *4* — тычинка; *5* — верхняя часть гинецея; *6* — нижняя часть лепестка и тычинки с нектарниками. Нидулариум Шереметьева (Nidularium scheremetiewii): *7* — общий вид растения; *8* — цветок; *9* — продольный разрез цветка; *10* — верхняя часть гинецея; *11* — часть тычинки с пыльником.

К бромелии близок род ананас (рис. 160), заключающий 8—9 видов, распространенных в Южной Америке на юг до Аргентины и Парагвая. Это наземные травы с коротким стеблем, розеткой базальных суккулентных и по краям колючезубчатых листьев. После оплодотворения соцветие ананаса превращается в компактное соплодие, состоящее из сросшихся между собой плодов, прицветников и осей соцветия. Почти у всех видов ананаса, за исключением *ананаса уродливого* (Ananas monstrosus), главная ось соплодия продолжает расти и образует на верхушке соплодия розетку листьев (корону). У основания этой короны часто развиваются отпрыски, способствующие вегетативному размножению.

Культурный ананас относится к виду ананас крупнохохолковый (A. comosus), дико произрастающему в Центральной Бразилии. Сочные и душистые золотисто-желтые соплодия культурных сортов ананаса отличаются высокими вкусовыми качествами. Большинство культурных сортов характеризуется самонесовместимостью и обычно не образует семян, но при скрещивании с некоторыми другими сортами семена нормально развиваются.

Родиной культурного ананаса является, вероятно, Бразилия, откуда еще в доисторические времена его возделывание распространилось как к югу, так и к северу в Центральную Америку и в Вест-Индию. Уже сразу после открытия Америки культура ананаса проникла во многие страны мира, первоначально главным образом благодаря португальцам. Они интродуцировали ананас на остров Святой Елены вскоре после его открытия в 1502 г. Вслед за этим португальцы перенесли культуру ананаса в разные части Африки и на Мадагаскар и около 1550 г.— в Индию. До конца XVI в. культура ананаса успела распространиться в большинство тропических стран, включая некоторые острова Тихого океана. В Европу

ананас был доставлен около 1650 г., где с тех пор его выращивают в оранжереях. В 1769 г. капитан Кук интродуцировал ананас на острове Таити. Относительно быстрое распространение культуры ананаса объясняется не только исключительно высокими вкусовыми качествами его соплодий, но и легкостью его размножения посредством быстро укореняющихся крон на верхушках соплодий. В настоящее время ананас широко культивируется во многих тропических и субтропических странах обоих полушарий. Особенно велики плантации ананаса на Гавайских островах, поставляющих около 30% всей мировой продукции. Большие площади ананас занимает также в Бразилии, Мексике, на Филиппинах, Кубе и на острове Тайвань. Довольно значительны плантации ананаса также на Азорских островах. Ананас употребляют в пищу как в сыром, так и в консервированном виде (в собственном соку). Из него получают очень приятный на вкус и ароматный сок и готовят также варенье. Ананас является хорошим источником витаминов А и В. Его разводят также для получения из листьев прядильного волокна, главным образом на Филиппинах и Тайване. В соплодиях близкого к ананасу крупнохохолковому бразильского вида *ананаса прицветникового* (A. bracteatus) плоды хотя и с семенами, но съедобны.

Кроме ананаса, в семействе бромелиевых имеются и другие полезные для человека растения, однако они не имеют столь большого значения, как ананас. Плоды некоторых видов бромелии употребляют в пищу местные жители, в Колумбии индейцы едят сердцевину и молодые листья пуйи, в Боливии и Аргентине используют как овощи молодые побеги некоторых тилландсий, а в Пуэрто-Рико — молодые цветоносы *бромелии пингвин* (Bromelia pinguin). Кроме того, из плодов этого последнего вида делают прохладительные напитки. *Пуйю крючковатую* (Puya hamata) из парамоса Южного Эквадора используют для приготовления сладкого напитка («jugo de aguaronge»). Напиток изготовляют из мягких листовых оснований и верхушек стеблей.

Некоторые бромелиевые, например уже упомянутая выше бромелия пингвин, являются лекарственными растениями. Наибольшее медицинское значение имеет протеолитический фермент бромелаин, добываемый из плодов ананаса и некоторых других бромелиевых. Высокое содержание этого протеолитического фермента в плодах объясняется тем, что оно возникло как химическая защита против личинок насекомых, которые перевариваются прежде чем созреют семена (Дж. Л. Коллинз, 1958; Д. Бензинг, 1980). При консервировании ананаса бромелаин разрушается.

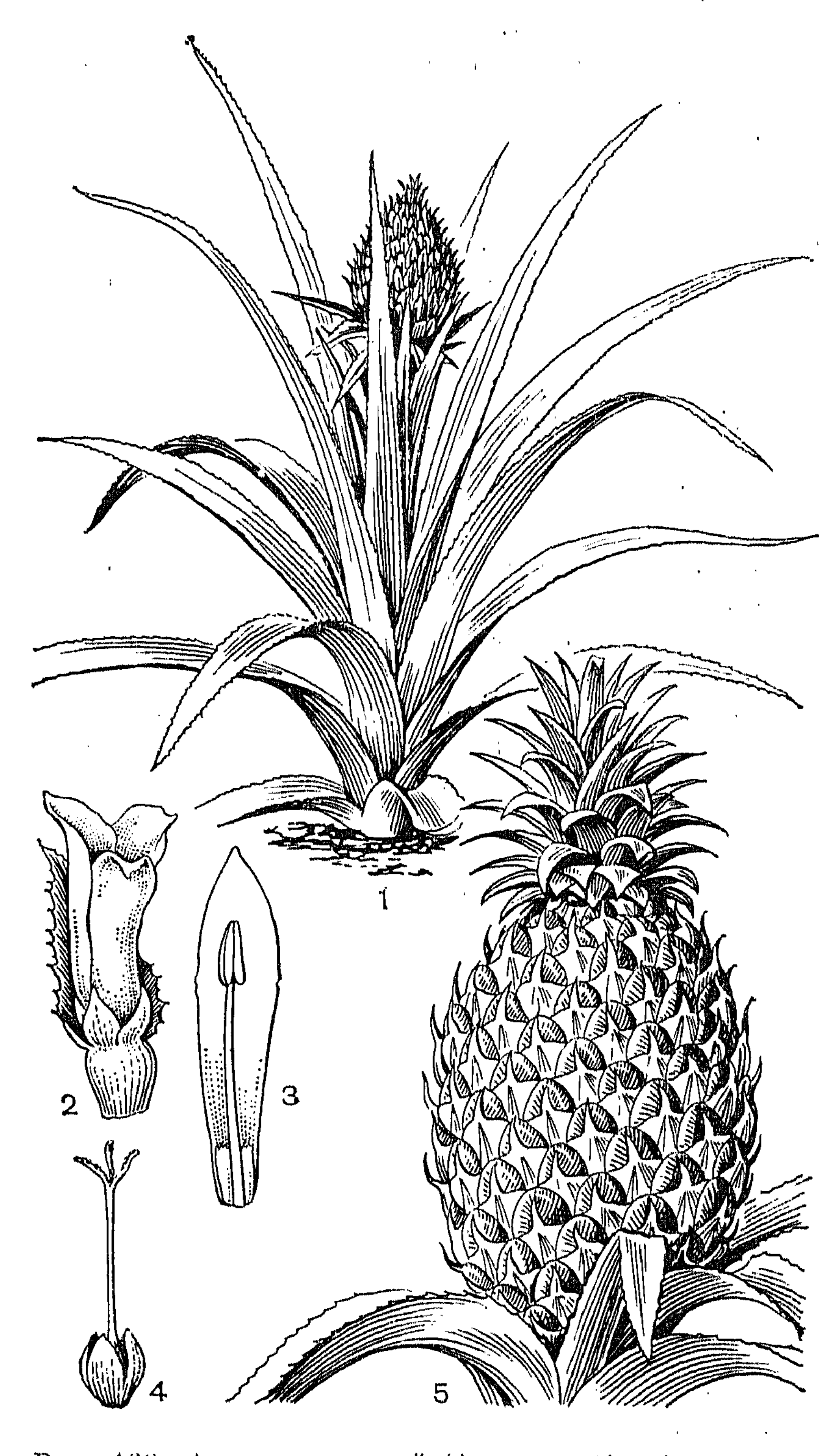


Рис. 160. Ананас посевной (Ananas sativus):

1 — общий вид растения с соцветием; *2* — цветок; *3* — тычинка с лепестком (видны нектарники); *4* — гинецей; *5* — соплодие.

Из разных видов бромелиевых добывают волокна, используемые местными жителями для изготовления одежды и снастей, особенно волокна из ананаса на Филиппинах, *эхмеи Магдалины* (Aechmea magdalenae) в Мексике и Колумбии и *неоглазовии пестрой* (Neoglazowia variegata) в Бразилии. Волокна ананаса исследовали также для производства бумаги. «*Испанский мох*», или *тилландсию уснеевидную* (Tillandsia usneoides) использовали как заменитель конских волос в обойном деле. Шипы по краям листьев *пуйи чилийской* (Puya chilensis) местные жители используют в качестве рыболовных крючков.

Очень велико чисто эстетическое значение бромелиевых. Многие из них разводят в теплых странах в открытом грунте, а в странах с умеренным или холодным климатом в оранжереях и комнатах как декоративные растения. У бромелиевых красивы даже и сами листья, как, например, пестролистные формы ананаса, листья некоторых видов бильбергии, розетки диккии, нидулариума и *арегелии* (Aregelia). У ряда родов красивы соцветия, например у питкернии, бильбергии, эхмеи и фризеи. Культивируют также бромелии и неорегелию.

Но бромелиевые приносят не только пользу человеку. В некоторых сухих тропиках вода в цистернах местных эпифитных и наземных бромелиевых служит местом размножения малярийных анофелесовых комаров, что является определенной помехой в борьбе с малярией.

ПОРЯДОК СИТНИКОВЫЕ (JUNCALES)

СЕМЕЙСТВО СИТНИКОВЫЕ (JUNCACEAE)

Это семейство включает 10 родов и около 400 видов. Восемь олиго- или монотипных родов произрастают только в южном полушарии, а 2 довольно больших рода — *ситник* (Juncus) и *ожика* (Luzula) — широко распространены в умеренных, холодных, отчасти субтропических областях и крайне редко встречаются в тропических, где обитают только в горах на больших высотах.

Ситниковые — многолетние корневищные или однолетние травы, редко кустарничковидные растения, образующие подушки и очень редко (род *приониум* — Prionium) кустарниковидные формы. Стебли у них обычно цилиндрические, выполненные или чаще полые, с узлами, большей частью сближенными при основании. Листья чаще только прикорневые, очередные, трехрядные, редко (род *дистихия* — Distichia) двурядные или неправильно двурядные (род *оксихлоэ* — Oxychloe). Влагалища листьев замкнутые или открытые, и тогда они обычно имеют наверху, в месте перехода в пластинку, небольшие тупые выросты — ушки, по одному с каждой стороны. Листовые пластинки злаковидные — линейные или желобчатые — либо цилиндрические, похожие на стебли, и полуцилиндрические или сплющенные с боков, как, например, у *ситника членистого* (Juncus articulatus); в последнем случае в пластинках имеются поперечные перегородки из губчатой ткани, резче выступающие на сухих растениях. Нередко самые нижние листья или все редуцированы до чешуевидных влагалищ, и тогда ассимилирующую функцию несут стебли или иногда зеленые влагалища, как у *дистихии толименской* (Distichia tolimensis, рис. 161,*10*).

Цветки ситниковых актиноморфные, обычно мелкие, невзрачные, обоеполые, редко однополые (и в этом случае двудомные), анемофильные, иногда автогамные, очень редко вторично энтомофильные. Они собраны в разнообразные верхоцветные соцветия — зонтиковидное, метельчатое, головчатое или колосовидное; иногда цветки одиночные, расположенные на верхушках стеблей или пазушных цветоносов. Каждая ветвь соцветия выходит из пазухи кроющего листа и, так же как у большинства представителей семейства осоковых, несет на вентральной (брюшной) стороне вблизи своего основания пленчатую влагалищеобразную чешую, гомологичную предлисту вегетативного побега. Цветки расположены на веточках соцветия (иногда сильно укороченных) по одному и снабжены при основании двумя маленькими пленчатыми прицветничками (рис. 163) или собраны в пучки, в которых они сидят по одному в пазухах прицветников. У рода ожика каждый цветок пучка имеет 2 прицветничка, а у родов приониум и ситник они отсутствуют. Околоцветник состоит из 6 свободных, расположенных в двух 3-членных кругах (иногда развит только 1 круг) и остающихся при плодах сегментах. Они обычно мелкие, чешуевидные, ланцетные, равные или неравные (наружные обычно длиннее внутренних), кожистые, тонкокожистые или перепончатые, большей частью зеленоватые, коричневые или черноватые. У некоторых видов ситника сегменты околоцветника почти лепестковидные — белые, желтоватые или пурпурные. Тычинок 6, в двух кругах, редко 3 (вследствие редукции внутреннего круга); иногда тычинки варьируют в числе от 3 до 6. Обычно тычинки короче околоцветника, а их нити часто короче пыльников. Пыльники большей частью линейные, прикрепляются к нити основанием, вскрываются интрорзно. Пыльцевые зерна обычно в тетрадах, покрытых одной общей оболочкой. Гинецей синкарпный или паракарпный, состоящий из 3 плодолистиков. Столбики обычно короткосросшиеся, с 3 более или менее длинными рыльцевыми ветвями, иногда (род приониум) столбики свободные или едва сросшиеся при основании. Завязь верхняя, 3-гнездная, не полностью 3-гнездная или 1-гнездная. Семязачатки анатропные, обычно многочисленные, располагающиеся на каждой плаценте в 2 ряда, или их только 3, базальных в 1-гнездной завязи (род ожика). Плод — локулицидная коробочка, очень редко нераскрывающийся. Семена часто снабжены хвостовид-

ными придатками или карункулой. Зародыш маленький, прямой, погруженный в обильный крахмалистый эндосперм.

Самым оригинальным и наиболее примитивным представителем ситниковых является эндемичный для Южной Африки род приониум, включающий только один вид — *приониум пильчатый* (Prionium serratum). Это кустарниковидное растение высотой 1—2 м, с прямыми неветвистыми стволами, покрытыми черными сетчато-волокнистыми остатками отмерших влагалищ листьев. На верхушках стволов расположены густые розетки широколинейных, очень жестких, пильчатых листьев, что придает растению пальмовидный облик. Листья приониума имеют замкнутые влагалища. Из пазухи верхнего листа выходит цветоносный побег с крупным сильно ветвистым метельчатым соцветием, конечные веточки которого несут 2—6-цветковые пучки, сидящие в пазухах чешуевидных кроющих листьев. Цветки мелкие (длиной 3—5 мм) с коричневыми чешуевидными сегментами околоцветника. Столбики свободные или едва сросшиеся в основании. Коробочка 3-гнездная, с несколькими семенами, большей частью по 1 в каждом гнезде. Приониум образует большие заросли по берегам водоемов и в воде, нередко затрудняющие течение рек. Размножается он главным образом вегетативно, посредством толстого ползучего корневища. Жесткие, покрывающие стебли волокнистые остатки листьев приониума местное население использует для изготовления щеток.

Следующие 5 довольно близких между собой олиготипных или монотипных родов эндемичны для Южной Америки. Это *дистихия* (Distichia, 3 вида), *патосия* (Patosia, 2 вида), *оксихлоэ* (Oxychloe, 5—7 видов), *андезия* (Andesia, 1 вид) и *воладерия* (Voladeria, 1 вид). Виды этих родов — подушковидные растения, обитающие в альпийском поясе Анд на высоте 2800—5000 м над уровнем моря, часто вблизи границы вечных снегов. Из них наиболее распространены *оксихлоэ андинское* (Oxychloe andina) и *дистихия моховидная* (Distichia muscoides). Плотные, твердые, диаметром до 30 см подушки этих растений создают на пустынных высокогорных плато своеобразный ландшафт. Стебли у представителей рассматриваемых родов низкие, высотой 3—10 см, ветвистые, с черепитчато расположенными, иногда двурядными (род дистихия) или неправильно двурядными (род оксихлоэ) листьями. Листья имеют широкие открытые влагалища и жесткие, цилиндрические, часто колючие пластинки длиной всего 1—2,5 см, а у произрастающей в Колумбии дистихии толименской — только 1,5—2 мм (рис. 161,*10*). В пазухах верхних листьев образуются цветоносы с одним верхушечным цветком длиной

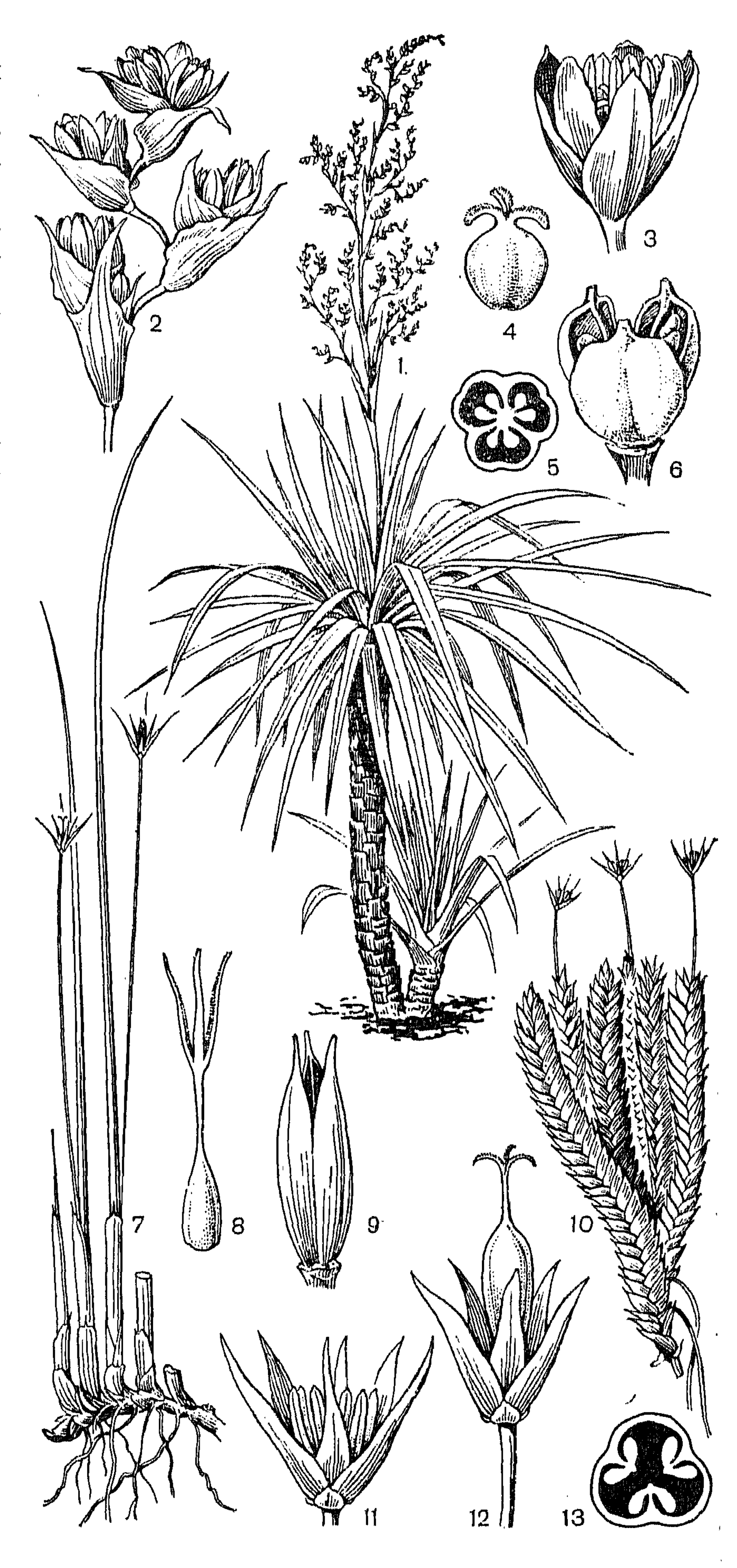


Рис. 161. Ситниковые.

Приониум пильчатый (Prionium serratum): *1* — общий вид; *2* — часть соцветия с пучками цветков, сидящими в пазухах кроющих листьев; *3* — цветок; *4* — гинецей; *5* — поперечный разрез завязи; *6* — коробочка. Марсиппоспермум крупноцветковый (Marsippospermum grandiflorum): *7* — общий вид; *8* — гинецей; *9* — коробочка. Дистихия толименская (Distichia tolimensis): *10* — общий вид растения (мужская особь); *11* — мужской цветок (виден один из прицветничков); *12* — женский цветок (виден один из прицветничков); *13* — поперечный разрез завязи.

6—7,5 мм, снабженным при основании 2 прицветничками. Цветки однополые (за исключением андезии), двудомные; у некоторых видов рода оксихлоэ в мужских цветках имеется рудиментарный гинецей. Тычинок 6. Завязь 3-гнездная или 1-гнездная; столбик обычно длинный. Коробочка с многочисленными семенами.

Антарктический род семейства *марсиппоспермум* (Marsippospermum) включает 4 вида, из которых 1 — *марсиппоспермум стройный* (M. gracile) — встречается в Новой Зеландии (остров Южный) и на островах Окленд и Кэмпбелл, а остальные — в Южной Америке к югу от 37° ю. ш., включая Огненную Землю и Фолклендские острова. Из южноамериканских видов наиболее распространен *марсиппоспермум крупноцветковый* (M. grandiflorum, рис. 161,*7*). На Фолклендских островах он образует растительные сообщества с папоротниками из рода блехнум (Blechnum) и подушковидными растениями из рода азорелла (Azorella, семейство зонтичных). Виды марсиппоспермума растут преимущественно в горах, до альпийского пояса, в изобилии встречаясь на болотистых лужайках и сырых каменистых склонах. Это многолетние травы с коротким ползучим корневищем, образующие густые дерновины с многочисленными стеблями высотой 7—30 (50) см. Лишь немногие стебли имеют 1—2 прикорневых листа с длинными, цилиндрическими, жесткими, блестящими, узкими (диаметром около 1 мм) пластинками, обычно же листья редуцированы до влагалищ. Стебли несут верхушечные, одиночные, крупные (длиной 1,5—4 см), обоеполые цветки, имеющие при основании 2 маленьких пленчатых прицветничка. Сегменты околоцветника узколанцетные, длинно заостренные, кожистые, при плодах почти деревянистые, наружные значительно длиннее внутренних. Тычинок 6. Завязь 1-гнездная. Столбик длинный, с 3 крупными широкими рыльцами. Коробочка удлиненная (до 2,5 см), узкотрехгранная, с многочисленными крупными (длиной 5—7 мм) семенами, снабженными на концах длинными хвостовидными придатками.

Другой антарктический род — ростковия (Rostkovia) — состоит из 2 видов — *ростковии тристанской* (R. tristanensis), эндемичной для островов Тристан-да-Кунья, и *ростковии магелланской* (R. magellanica, рис. 164,*7*), распространенной на юге Южной Америки (Патагония), Огненной Земле с прилегающими островами, Фолклендских островах, на острове Южная Георгия, в Новой Зеландии (остров Южный) и на островах Кэмпбелл и Окленд.

В Новой Зеландии ростковия магелланская является обычным растением, встречающимся небольшими зарослями по сырым местам, на высоких горных хребтах. На Фолклендских островах она обитает на высоте 300—450 м над уровнем моря, нередко доминируя в растительном покрове сырых понижений рельефа. Ростковия магелланская — это многолетняя трава высотой 5—20 (40) см, с коротким ползучим корневищем, образующая густые дерновины. Листья многочисленные, с открытыми влагалищами и узкими, желобчатыми, жесткими, блестящими пластинками, обычно превышающими стебли. Цветки верхушечные, одиночные, обоеполые, длиной 5—10 мм, при основании с 2 кроющими листьями (рис. 164,*8*), которые считают прицветничками или прицветниками. Последнее возможно, если допустить, что в их пазухах прежде были боковые цветки или ветви соцветия, которые в процессе эволюции подверглись полной редукции. Один из этих кроющих листьев довольно длинный, в 2—3 раза превышающий цветок; другой — почти равный ему. Сегменты околоцветника равные, линейно-ланцетные, кожистые, красновато-коричневые. Тычинок 6. Завязь 1-гнездная. Коробочка с многочисленными семенами.

Самый крупный род семейства — *ситник* (Juncus). Он включает свыше 250 видов, широко распространенных в холодных, умеренных, а также субтропических областях; несколько видов встречаются и в тропиках, где они приурочены к верхним поясам гор. Большинство видов обитает в северном полушарии. Ситники растут по открытым, часто избыточно влажным, слабо задернованным или незадернованным местам: низинным травяным, иногда засоленным болотам, заболоченным лугам, берегам рек и озер, отмелям, морским побережьям; нередко они встречаются на сырых песчаных и каменистых местах. Небольшая часть видов, например *ситник трехраздельный* (J. trifidus, рис. 164,*10*), обитают на сравнительно сухих субстратах. Ситники растут на равнинах и в горах. Целый ряд видов является характерными растениями альпийского пояса гор. Многие ситники произрастают в нарушенных вторичных местообитаниях: по обочинам дорог, канавам, карьерам, у жилья (например, *ситник сжатый* — J. compressus, *ситник тонкий* — J. tenuis). Большинство видов ситника — широко распространенные растения. К ним принадлежат, например, *ситник жабий* (J. bufonius), *ситник склоняющийся* (J. inflexus, рис. 162,*1*), *ситник развесистый* (J. effusus), *ситник членистый* (рис. 162,*8*), ситник сжатый (рис. 164,*5*) и др. Ситники — это большей частью многолетние травы с симподиальным укороченным или ползучим корневищем, часто образующие плотные крупные дерновины, как, например, у *ситника острого* (J. acutus), *ситника приморского* (J. maritimus), *ситника скученного* (J. conglomeratus). Немногие виды (на-

пример, ситник жабий) являются однолетниками. В стеблях некоторых ситников (например, у ситника склоняющегося) есть полости, разделенные перегородками из губчатой ткани. Листья у ситников имеют открытые влагалища с ушками и линейные, желобчатые, цилиндрические (часто колючие) или сплющенные с боков пластинки; часто все листья редуцированы до влагалищ. Цветки ситников (обоеполые, очень редко однополые) обычно собраны в многоцветковые соцветия — зонтиковидные, щитковидные или головчатые; иногда, как, например, у *ситника трехчешуйного* (J. triglumis, рис. 163,*15*), *ситника стигийского* (J. stygius), соцветие состоит из 1—4 цветков. Нередко соцветие бывает ложнобоковым, например у ситника скученного (рис. 163,*12*) и *ситника нитевидного* (J. filiformis, рис. 162,*6*), вследствие того что нижний кроющий лист направлен прямо вверх и является как бы продолжением стебля. У некоторых ситников боковые ветви соцветия представляют собой своеобразный завиток, называемый серпом, в котором каждый цветок располагается на одной стороне оси. Цветки ситников сидят на веточках соцветия по одному и в этом случае снабжены двумя прицветничками, либо они собраны в пучки, и тогда прицветнички у них отсутствуют. Завязь 3-гнездная, неполностью 3-гнездная или 1-гнездная. Столбик короткий, с длинными рыльцевыми ветвями. Коробочка с многочисленными семенами, нередко имеющими на обоих концах белые хвостовидные придатки (рис. 163, *8*, *11*, *17*).

Ситники опыляются ветром. Имеются указания, но без конкретных данных, о наличии у них вторичной энтомофилии. По-видимому, эти указания основываются на том, что некоторые виды этого рода имеют почти венчиковидный околоцветник (белый, желтоватый или пурпурный). Но, как правило, такой околоцветник свойствен растениям, обитающим в высокогорьях, где насекомых довольно мало (например, *ситнику Потанина* — J. potaninii, *ситнику луковидному* — J. allioides). Некоторым видам свойственна автогамия. Цветки ситников обычно открываются рано утром, и цветение их продолжается менее суток. У многих видов цветки протогиничны: созревание рылец у них предшествует вскрыванию пыльников. Рыльца у некоторых видов, например у ситника членистого и *ситника оттопыренного* (J. squarrosus), высовываются из околоцветника еще до раскрывания цветка. Но у первого вида вскоре после раскрытия цветка, ко времени растрескивания пыльников, рыльца увядают (т. е. цветки у него строго протогиничны); у второго вида рыльца в мужской стадии (она наступает через несколько часов после созревания рылец)



Рис. 162. Ситниковые.

Ситник склоняющийся (Juncus inflexus): *1* — общий вид; *2* — плод с околоцветником и с прицветничками; *3* — часть стебля в продольном разрезе (видны перегородки из губчатой ткани). Ситник балтийский (J. balticus): *4* — общий вид; *5* — плод с околоцветником и с прицветничками. Ситник нитевидный (J. filiformis): *6* — общий вид; *7* — плод с околоцветником и с прицветничками. Ситник членистый (J. articulatus): *8* — общий вид (листья как бы членистые из-за выступающих перегородок из губчатой ткани); *9* — плод с околоцветником. Ситник каштановый (J. castaneus): *10* — семя с хвостовидными придатками.

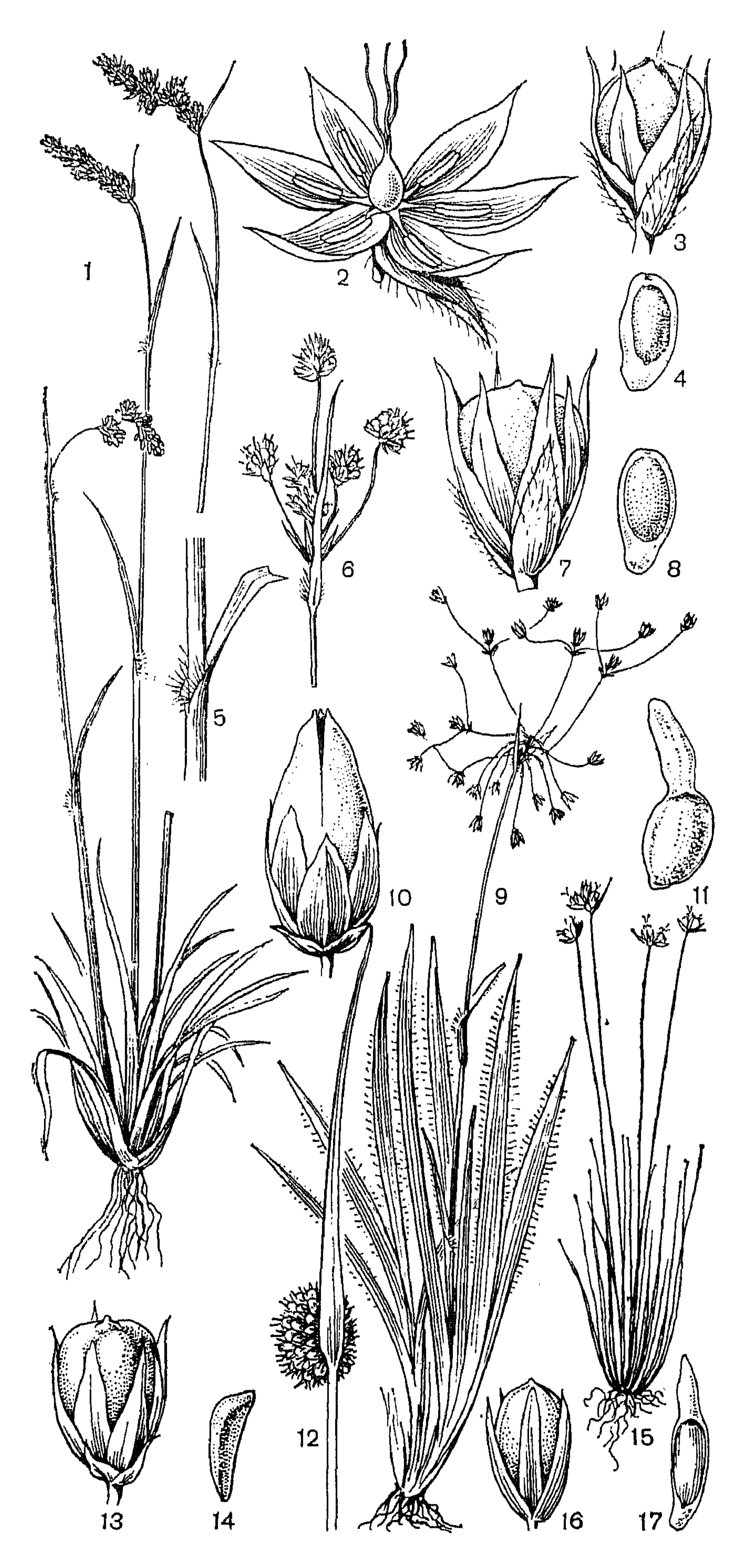


Рис. 163. Ситниковые.

Ожика колосистая (Luzula spicata): *1* — общий вид; *2* — цветок (виден один из прицветничков); *3* — коробочка с околоцветником и прицветничками; *4* — семя; *5* — часть стебля и листа с влагалищем. *Ожика многоцветковая* (L. multiflora): *6* — соцветие; *7* — плод с околоцветником и прицветничками; *8* — семя с карункулой. *Ожика волосистая* (L. pilosa): *9* — общий вид; *10* — плод с околоцветником и прицветничками; *11* — семя с карункулой. *Ситник скученный* (Juncus conglomeratus): *12* — соцветие; *13* — плод с околоцветником и прицветничками; *14* — семя. *Ситник трехчешуйный* (J. triglumis): *15* — общий вид; *16* — коробочка с околоцветником; *17* — семя с хвостовидными придатками.

еще живые и, следовательно, у него имеет место и обоеполая стадия; у третьего же растения мужская стадия — раскрывание пыльников следует почти сразу же за созреванием рылец, и поэтому цветки этого вида фактически гомогамные. У ситника жабьего наряду с хазмогамными цветками развиваются и клейстогамные. Последние имеют короткие столбики и рыльца, внутренний круг тычинок у них редуцирован, а пыльники оставшихся тычинок обычно не раскрываются и пыльцевые трубки растут в направлении рылец через стенку пыльника. Клейстогамные цветки имеет и другой однолетний вид — *ситник головчатый* (J. capitatus).

Размножаются ситники семенами и вегетативно, посредством ползучих корневищ. Легкие, мелкие семена ситников высыпаются из коробочек при раскачивании растений ветром и, подхватываемые им, падают неподалеку от материнского растения. Более эффективен другой способ распространения семян. У многих видов оболочка семян во влажную погоду набухает и ослизняется, благодаря чему они могут прилипать к животным, человеку и транспорту и разноситься ими на значительные расстояния.

Крепкие выполненные цилиндрические листья и стебли некоторых ситников, в особенности *ситника арабского* (J. arabicus), использовали в Древнем Египте в течение нескольких тысячелетий в качестве инструмента для письма. Из растений нарезали палочки длиной 16—23 см и диаметром около 1,5 мм, на одном конце делали косой срез. Плоскостью среза при письме проводили толстые линии, а его краем — тонкие. Семена ряда видов использовали в медицине. Об этом имеются упоминания в сочинениях Теофраста (370—285 гг. до н. э.), Диоскорида (78 г. н. э.) и Галена (129—200 г. н. э.). С древних времен из стеблей ситников изготовляли циновки. В настоящее время в странах Средиземноморья прочные волокна *ситника приморского* (J. maritimus) используют в переплетном деле. Из стеблей ситника развесистого и ситника оттопыренного делают корзины и сиденья для стульев. Некоторые виды, например ситник трехраздельный и ситник нитевидный, служат в тундре весенним кормом для оленей.

Род *ожика* (Luzula) включает около 80 видов, распространенных подобно ситникам, но экология у них несколько иная, чем у последних. Виды ожики встречаются обычно в умеренно сырых местообитаниях. Они растут от уровня моря до альпийского пояса гор по лугам, опушкам, полянам, вырубкам, в лесах (часто горных), реже по берегам речек, ручьев и озер, сырым каменистым склонам и лужайкам. Широко распространены *ожика волосистая* (L. pilosa, рис. 163,*9*), *ожика колосистая* (L.

spicata, рис. 163,*1*), *ожика многоцветковая* (L. multiflora, рис. 163).

Ожики — многолетние травы, иногда довольно крупные, высотой 90—110 см (например, южноамериканские горные виды *ожика высокая* — L. excelsa и *ожика гигантская* — L. gigantea), с симподиальным укороченным или ползучим корневищем. Они образуют плотные или рыхлые дерновины, а иногда густые компактные низкие подушки высотой 2,5—6 см, как у некоторых новозеландских видов, например у *ожики мелкогородчатой* (L. crenulata) и *ожики карликовой* (L. pumila). Листья прикорневые, часто имеются и стеблевые — обычно их 1—2, но у подушковидных растений они в значительно большем числе, черепитчато налегающие друг на друга. Влагалища листьев замкнутые, пластинки линейные, плоские или желобчатые, по краям и у основания более или менее густо опушенные длинными белыми волосками. Цветки обоеполые, у многих видов, например у *ожики равнинной* (L. campestris), строго протогиничные. Они собраны обычно в многоцветковые соцветия — метельчатые, зонтиковидные, головчатые или колосовидные. Цветки сидят на веточках соцветия по одному или скучены в головчатые пучки. В обоих случаях они имеют по 2 прицветничка, которые, как и прицветники, часто пленчатые, с реснитчатыми или бахромчатыми краями. Тычинок 6 или 3. Завязь 1-гнездная. Коробочка с 3 семенами, которые нередко снабжены элайосомой (карункулой) и распространяются муравьями.

Некоторые виды ожик иногда разводят как декоративные растения.

СЕМЕЙСТВО ТУРНИЕВЫЕ (THURNIACEAE)

Семейство турниевых представлено только одним родом *турния* (Thurnia) с 3 видами, произрастающими на севере Южной Америки — в Венесуэле, бассейне Амазонки и в Гайане.

Это крупные многолетние корневищные травы высотой до 1 м с 3- или 4-гранными, гладкими, толстыми, диаметром свыше 1 см, стеблями. Листья очередные, обычно только прикорневые, с короткими открытыми влагалищами и длинными, линейными, плоскими или желобчатыми, кожистыми пластинками шириной 1,5—3 см с гладкими или остро зубчатыми краями. Устьица парацитные, некоторые из них тетрацитные. В паренхимных и эпидермальных клетках вегетативных органов имеются сфероидальные кремнеземные тела. Цветки мелкие, невзрачные, обоеполые, анемофильные, собранные в 1—2 (или более) рацемозные, очень густые, крупные, диаметром до 6 см, шаровидные или продолговатые верхушечные головки, при основании которых находятся длин-



Рис. 164. Турниевые и ситниковые.

Турния Дженмана (Thurnia jenmanii): *1* — соцветия с кроющими листьями; *2* — цветок. Турния круглоголовая (T. sphaerocephala): *3* — плод; *4* — семя. Ситник сжатый (Juncus compressus): *5* — общий вид; *6* — плод с околоцветником и прицветничками. Ростковия магелланская (Rostkovia magellanica): *7* — общий вид; *8* — цветок с кроющими листьями; *9* — поперечный разрез завязи. Ситник трехраздельный (Juncus trifidus): *10* — общий вид растения; *11* — коробочка с околоцветником.

ные, отклоненные вниз кроющие листья (рис. 164,*1*). Каждый цветок сидит на губчатой оси соцветия в пазухе перепончатого прицветника. Околоцветник состоит из 6 расположенных в двух кругах свободных сегментов, остающихся при плодах. Сегменты обратноланцетные или лопатчатые, суженные к основанию, длиной до 1 см, перепончатые, в верхней части утолщенные. Тычинок 6, в двух кругах, свободных, прикрепленных к оси цветка или к самому основанию сегментов и значительно превышающих околоцветник. Нити тычинок тонкие; пыльники прикрепляются основанием, вскрываются продольными щелями. Пыльцевые зерна обычно в тетрадах. Гинецей состоит из 3 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, 3-гнездная, с 1 или более анатропными семязачатками в каждом гнезде. Столбик короткий, с 3 нитевидными рыльцевыми ветвями. Плод — локулицидная 3-гнездная коробочка длиной до 1,5 см, с 3 веретеновидными шиповидно заостренными на обоих концах семенами. Зародыш маленький, более или менее цилиндрический, окруженный обильным мучнистым крахмалистым эндоспермом.

Виды турнии обычно обитают по берегам рек и в воде, иногда встречаются в сырых саваннах. Биология этих растений не изучена.

ПОРЯДОК ОСОКОВЫЕ (CYPERALES)

СЕМЕЙСТВО ОСОКОВЫЕ (CYPERACEAE)

Это обширное семейство, включающее около 100 родов и свыше 4000 видов, широко распространено по всему земному шару от высокоширотных областей обоих полушарий до экватора включительно. Подавляющее большинство представителей семейства является гигрофитами, произрастающими в избыточно влажных местообитаниях. Многие осоковые, встречаясь в массовом количестве, играют очень существенную роль в формировании растительного покрова преимущественно сырых и болотистых территорий всех климатических поясов, но одни роды, например *осока* (Carex), *пушица* (Eriophorum), характерны для умеренных и холодных областей, другие, например *сыть* (Cyperus), *склерия* (Scleria), *мапания* (Mapania),— для тропических и субтропических.

Осоковые — это большей частью многолетние, корневищные, нередко очень крупные, высотой до 1,5—4 м, травы, иногда почти древовидные (например, *микродракоидес*—Microdracoides) или кустарничковидные (виды *цефалокарпуса* — Cephalocarpus) формы, но без вторичного роста, редко лианы (виды склерии); сравнительно немногие представители являются однолетниками. Стебли трехгранные, реже более или менее цилиндрические или почти плоские, обычно выполненные, с узлами, обычно сильно сближенными при самом основании стебля или реже расположенными по всей длине, как, например, у склерии и *меч-травы* (Cladium). Листья часто только прикорневые (базальные) и кроющие, реже имеются и стеблевые, отходящие от узлов, расположенных выше основания стебля. Они очередные, трехрядные, редко двурядные, состоящие обычно из линейной злаковидной, иногда очень широкой (до 6 см), реже ланцетной пластинки и обычно длинного, замкнутого, редко открытого (например, у родов *ореоболус* — Oreobolus и *колеохлоа* — Coleochloa) влагалища; нередко самые нижние из базальных листьев или все редуцированы до чешуевидных влагалищ. Листовая пластинка иногда сужена в более или менее длинный черешок, который затем расширяется во влагалище (например, у видов мапании). У большинства осоковых пластинки листьев имеют сильно шероховатые, острорежущие края из-за очень мелких, крепких, обращенных вниз зубчиков. Такие же зубчики имеются и на стеблях.

У многих осоковых листовые пластинки унифациальные, т. е. имеющие только одну поверхность. Они бывают билатеральными, как у ириса, трехгранными, почти цилиндрическими, а иногда ложно дорсивентральными. В последнем случае у пластинок как бы две поверхности, верхняя и нижняя, но, как показывают анатомические исследования, фактически они имеют одну поверхность. Сосудистые пучки в унифациальных листьях расположены в 2 ряда. В месте перехода влагалища в пластинку у некоторых родов, например у осоки и колеохлоа, имеется язычок в виде очень узкой пленчатой каемки или ресничек. Характерной особенностью семейства является наличие в эпидермальных клетках преимущественно стеблей и листьев кремнеземных, обычно конических тел.

Цветки осоковых собраны в разнообразно устроенные колоски, в которых они сидят по одному в пазухах спирально или двурядно расположенных прицветников, называемых кроющими чешуями. Колоски образуют сложные соцветия — колосовидное, метельчатое, зонтиковидное, кистевидное или головчатое; у довольно многих видов соцветие состоит из одного верхушечного колоска. Зонтиковидное соцветие осоковых обычно представляет собой соцветие особого типа: главная ось соцветия и каждая из его ветвей несет верхушечный колосок или пучок колосков, над которыми сильно

возвышаются отходящие немного ниже их ветви следующего порядка. Этот тип соцветия характерен для многих представителей родов сыть, *камыш* (Scirpus), *фимбристилис* (Fimbristylis). У представителей этого семейства ветви соцветия всех порядков выходят из пазух более или менее видоизмененных кроющих листьев. У большинства осоковых близ основания каждой ветви имеется обычно влагалищеобразная двукилевая чешуя, расположенная на вентральной (брюшной) стороне ветви и гомологичная предлисту вегетативного побега.

Цветки у осоковых мелкие, невзрачные, обоеполые или однополые (в последнем случае растения однодомные или очень редко двудомные), обычно анемофильные. Довольно часто у обоеполых цветков, а иногда и у женских имеется околоцветник, состоящий из 6 (редко 3) чешуй, 3—14, но обычно 6 мелкозубчатых, волосистых или бахромчатых щетинок или 6 — многочисленных шелковистых волосков. Мужские цветки состоят из тычинок, женские — большей частью только из гинецея. Тычинок в обоеполых и мужских цветках обычно 3, реже 1—2 и очень редко до 6 (род *каустис* — Caustis) или 12 (род *эвандра* — Evandra). Они имеют длинные поникающие нити и обычно удлиненные линейные, вскрывающиеся продольной щелью пыльники, прикрепленные к нитям своим основанием; связник часто продолжен в короткое острие. Пыльцевые зерна осоковых образуют так называемые псевдомонады, представляющие собой редуцированные до одного пыльцевого зерна тетрады, а оболочка зерна — оболочку материнской клетки тетрады. Гинецей у осоковых состоит из 2—3 (редко 4) сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, 1-гнездная, с одним базальным анатропным семязачатком. Столбик обычно длинный, с 2—3, часто тоже длинными рыльцевыми ветвями. Плод ореховидный, нераскрывающийся, обычно трехгранный, слегка двояковыпуклый или шаровидный, с более или менее твердым перикарпием и очень редко (род *сцирподендрон* — Scirpodendron) с мясистым, позднее губчатым экзокарпием. Семена с маленьким, реже среднего размера зародышем и обильным крахмалистым или маслянистым эндоспермом.

На основании строения колосков и цветков семейство осоковых разделяют обычно на 3 подсемейства — *сытевые* (Cyperoideae), *ринхоспоровые* (Rhynchosporoideae) и собственно *осоковые* (Caricoideae) и 7—8 триб. Т. Койяма (1961) выделяет еще четвертое подсемейство — *мапаниевых* (Mapanioideae), которое здесь включено в подсемейство ринхоспоровых.

Подсемейство *сытевых* (Cyperoideae) характеризуется обоеполыми цветками, с околоцветником или без него, обычно с 3, редко 1—2 тычинками и гинецеем из 2—3 плодолистиков. Колоски обычно многоцветковые. Кроющие чешуи расположены по спирали или в 2 ряда; они все фертильные (т. е. несут в своих пазухах цветки) или нижние (1—2, реже несколько) стерильные. Подсемейство разделяют на 2 трибы — *камышовых* (Scirpeae) и *сытевых* (Cypereae).

Триба камышовых включает около 20 родов. Их цветки обычно имеют околоцветник. Кроющие чешуи в колосках за редким исключением (род *дулихиум* — Dulichium) расположены по спирали, благодаря чему колоски в сечении округлые, нижние чешуи или все фертильные или 1—2 из них, реже несколько стерильные.

Знакомство с представителями камышовых мы начнем с рода *камыш* (Scirpus). Он включает около 250 видов, распространенных преимущественно в тропических и субтропических, а также умеренных областях. Камыши обычно растут по избыточно увлажненным местам, берегам водоемов, болотам, часто в воде; немногие из них — плавающие растения, например *камыш плавучий* (S. fluitans). Виды камыша — это многолетние, редко однолетние травы, от очень крупных (высотой до 2—3 м) до очень низких, как южноамериканский *камыш бесстебельный* (S. acaulis, рис. 166). Стебли трехгранные или почти цилиндрические, с сильно развитой аэренхимой. Листья линейные, трехгранные или нитевидные, обычно только прикорневые, реже имеются и стеблевые; нередко листья редуцированы до чешуевидных влагалищ, верхние из которых иногда с короткой пластинкой. Соцветие обычно сложное — зонтиковидное или головчатое, но иногда — одноколосковое. У многих видов, например у *камыша озерного* (S. lacustris), оно ложнобоковое, вследствие того что нижний прицветный лист направлен прямо вверх и является как бы продолжением стебля (рис. 165). Околоцветник состоит обычно из 6 щетинок, но иногда его нет. Столбик с 2—3 рыльцевыми ветвями. Плоды трехгранные или плоско- или двояковыпуклые, гладкие или поперечно-морщинистые или ребристые. У некоторых, как правило, однолетних камышей, например у азиатского вида *камыша бокоцветкового* (S. lateriflorus), цветки и плоды нередко образуются и при основании стеблей, на уровне почвы. Такой цветок скрыт в пазухе самого нижнего влагалища, и его можно заметить только по выставляющимся из влагалища длинным рыльцевым ветвям, расположенным на тоже очень длинном столбике (рис. 166). Это интересное явление, получившее название амфикарпии (М. Зохари, 1937), известно у растений из разных семейств, обитающих преимущественно в полузасушливых районах Средиземноморья. В семействе осоковых амфикарпия обнаружена также у видов *болотницы*

(Eleocharis) и *бульбостилиса* (Bulbostylis). Цветки, образующиеся на уровне почвы, всегда бывают только женскими, а плоды значительно крупнее, чем на соцветии. Полагают, что амфикарпия у однолетних осоковых является приспособлением к вызреванию плодов в условиях быстрого высыхания почвы после периодического увлажнения. Плоды, развивающиеся в основании стеблей, лучше снабжаются водой по сравнению с соцветием и, кроме того, будучи скрытыми во влагалищах, оказываются защищенными от иссушающего воздействия высоких температур воздуха.

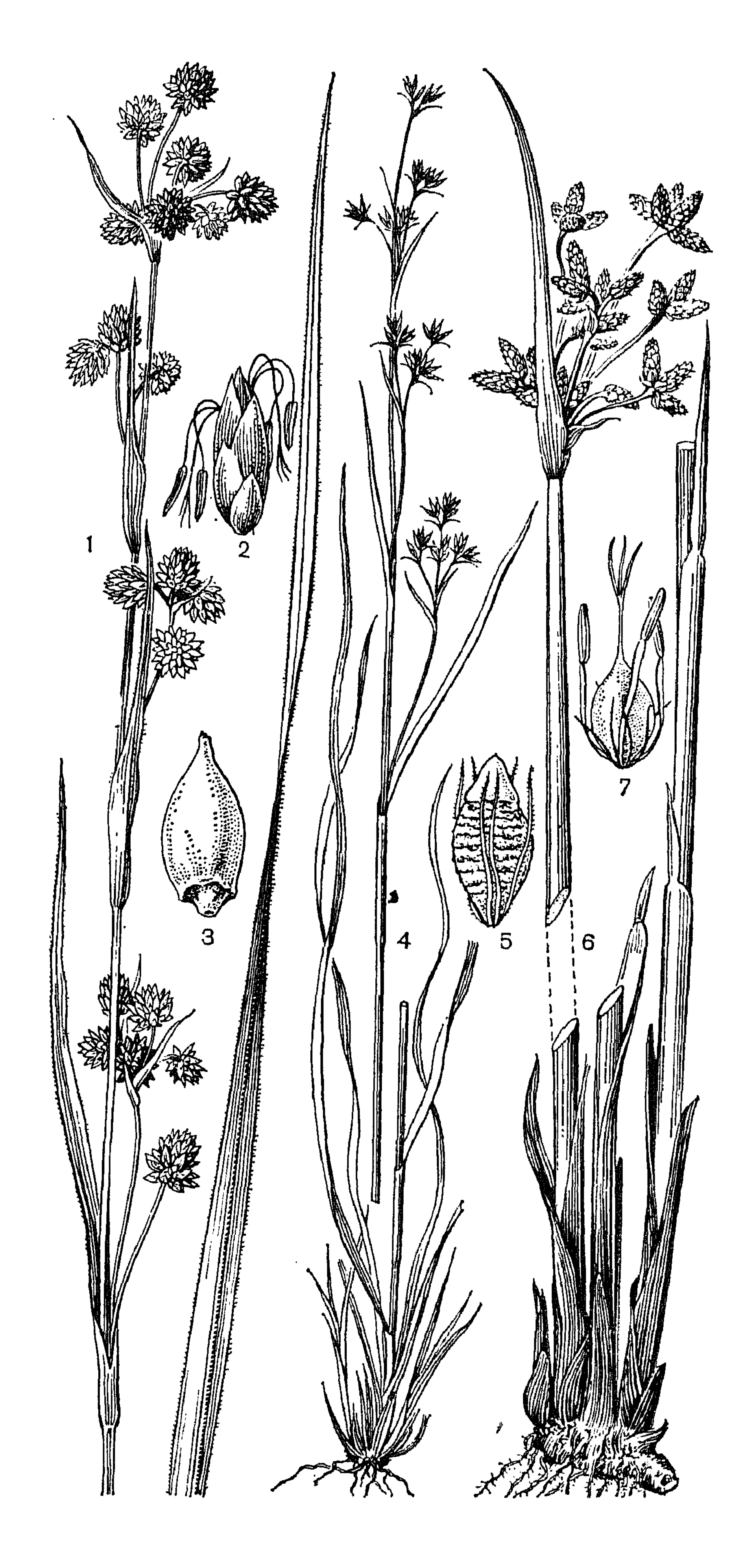


Рис. 165. Осоковые.

Меч-трава обыкновенная (Cladium mariscus): *1* — соцветие; *2* — колосок; *3* — плод. Ринхоспора сизая (Rhynchospora glauca): *4* — общий вид; *5* — плод с околоцветником и расширенным основанием столбика. Камыш озерный (Scirpus lacustris): *6* — общий вид; *7* — цветок.

Широко распространенный в умеренной Евразии камыш озерный — высокое (до 2,5 м) растение с почти безлистными стеблями, часто образующее обширные заросли в озерах и прудах на глубине до 1 м и более. У него, как и у многих других осоковых с редуцированными до влагалищ листьями, ассимилирующими органами являются стебли. Размножается камыш озерный преимущественно вегетативно, посредством длинных корневищ. Плоды распространяют водоплавающие птицы эндозоохорно и отчасти эпизоохорно — с грязью на лапках. Камыш озерный вместе с тростником южным и некоторыми другими обитающими в водоемах растениями выполняет важную функцию биологической очистки воды. Он является одним из основных торфообразователей. Стебли его используют для изготовления плетеных изделий, в качестве строительного и упаковочного материала. Такое же применение имеют некоторые тропические виды, например *камыш крупный* (S. grossus). Из *камыша калифорнийского* (S. californicus) индейцы на высокогорном озере Титикака (в Андах) делают плавающие острова и хижины на них. Часто на эти искусственные острова насыпают землю и выращивают картофель. Местное население тропических стран применяет ряд видов камыша как лекарственные растения. Корневища камышей иногда используют в пищу. *Камыш стройный* (S. gracilis) и *камыш пролиферирующий* (S. prolifer) разводят как декоративные растения в оранжереях, а в теплых странах — в открытом грунте.

К камышу близок небольшой род *клубнекамыш* (Bolboschoenus) с 7—8 видами, произрастающими почти по всему земному шару, кроме холодных областей. В умеренном поясе северного полушария широко распространен *клубнекамыш приморский* (B. maritimus), часто образующий большие заросли по травяным болотам, берегам водоемов, старицам, заливным лугам. Виды клубнекамыша встречаются также по солончаковым болотам, мокрым солончакам, в посевах риса. Растения этого рода имеют длинные ползучие корневища, обычно развивающие на концах богатые крахмалом клубне-

видные образования, которые дают начало новым побегам. Их хорошо облиственные стебли заканчиваются зонтиковидным или головчатым соцветием. В тонком перикарпии плодов развита воздухоносная ткань, вследствие чего они могут распространяться водой, сохраняя плавучесть в течение месяца. В Индии размельченные плоды клубнекамыша иногда используют как примесь к муке.

Очень оригинальным представителем трибы камышовых является род *вебстерия* (Websteria), единственный вид которого — *вебстерия скученная* (W. confervoides), более известный под названием *камыш погруженный* (Scirpus submersus), встречается в пресных водоемах почти во всех тропических и субтропических областях. Это многолетнее, почти целиком погруженное в воду растение с тонкими стеблями, образующими на верхушках пучки симподиально возникающих нитевидных, в основном стерильных стеблей, которые поэтому легко могут быть приняты за листья (рис. 166). Но листья у вебстерии редуцированы до очень мелких пленчатых чешуевидных влагалищ, находящихся при основании стеблей. Среди стерильных стеблей имеются 1—2 побега, несущих по одному верхушечному одноцветковому колоску. Во время цветения колоски немного выступают над поверхностью воды, и из цветков выставляются длинные пыльники и столбики с двумя длинными волосистыми рыльцевыми ветвями. После опыления колоски вновь погружаются в воду.

Принадлежащий к трибе камышовых род *пушица* (Eriophorum) включает около 20 видов, распространенных в холодном, умеренном и отчасти субтропическом поясе северного полушария, из них один вид — *пушица многоколосковая* (E. polystachion) — встречается в Южной Африке (Трансвааль). Пушицы растут преимущественно в тундре, на севере лесной зоны и альпийском поясе гор. *Пушица влагалищная* (E. vaginatum) — характерное растение верховых сфагновых болот, часто образующее обширные кочкарники. На ее старых кочках обильно разрастаются брусника, голубика, багульник. Пушица многоколосковая и *пушица широколистная* (E. latifolium) — обычные растения низинных и ключевых болот. Арктоальпийский вид *пушица Шейхцера* (E. scheuchzeri, рис. 167) в массовом количестве встречается по хорошо дренированным берегам ручьев, речек и озер. Околоцветник пушицы состоит из многочисленных шелковистых белых или рыжеватых волосков, вначале коротких, но после цветения сильно удлиняющихся, отчего колоски приобретают вид густых, довольно крупных пушистых головок, называемых пуховками. Благодаря пуховкам заросли пушицы придают

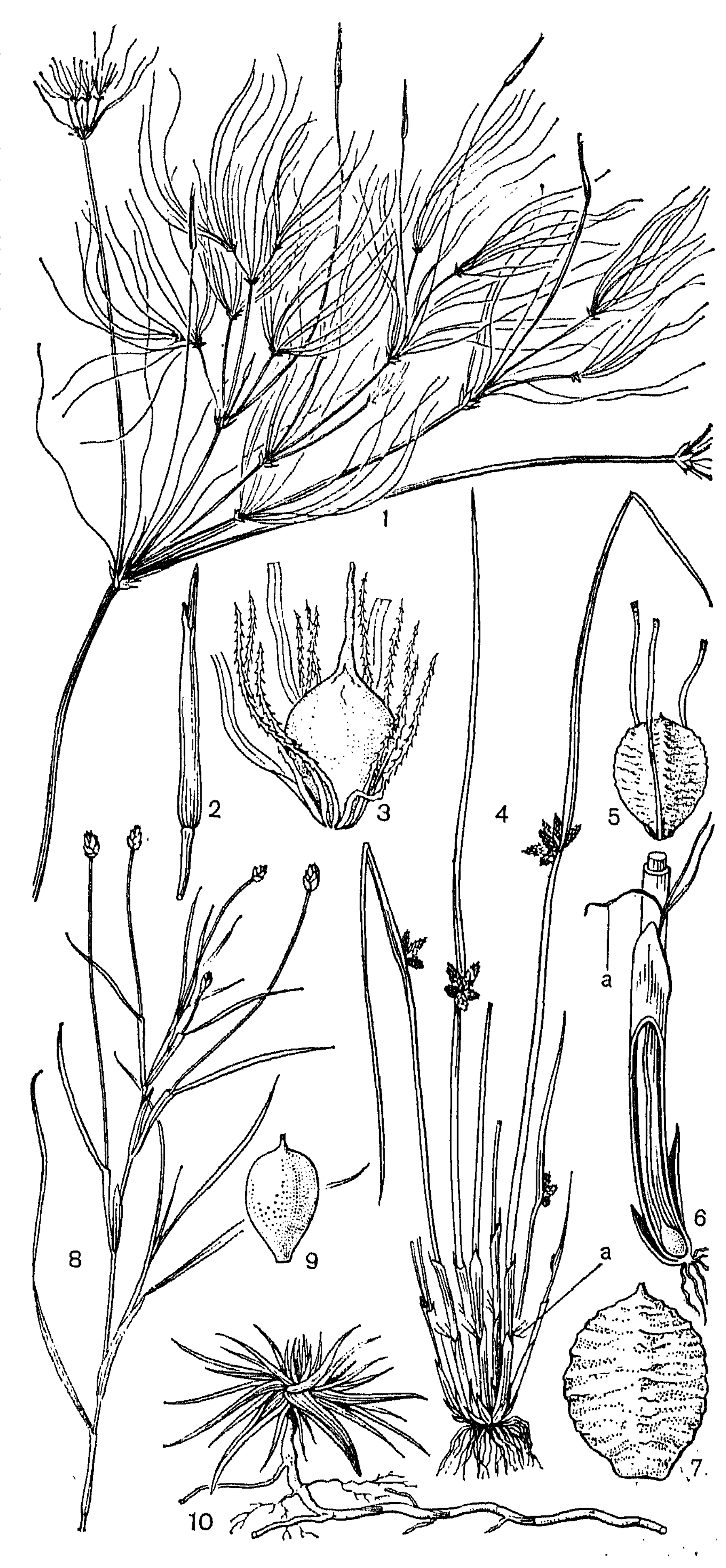


Рис. 166. Осоковые.

Вебстерия скученная (Websteria confervoides) *1* — часть растения; *2* — колосок; *3* — плод с околоцветником и тычиночными нитями. Камыш бокоцветковый (Scirpus lateriflorus): *4* — общий вид растения (*a* — рыльцевые ветви цветка, находящегося во влагалище); *5* — плод, образовавшийся в колоске; *6* — продольный разрез влагалища, в пазухе которого развивается цветок (*a* — рыльцевые ветви); *7* — плод, образовавшийся во влагалище. Камыш плавучий (S. fluitans): *8* — часть растения; *9* — плод. Камыш бесстебельный (S. acaulis): *10* — общий вид.

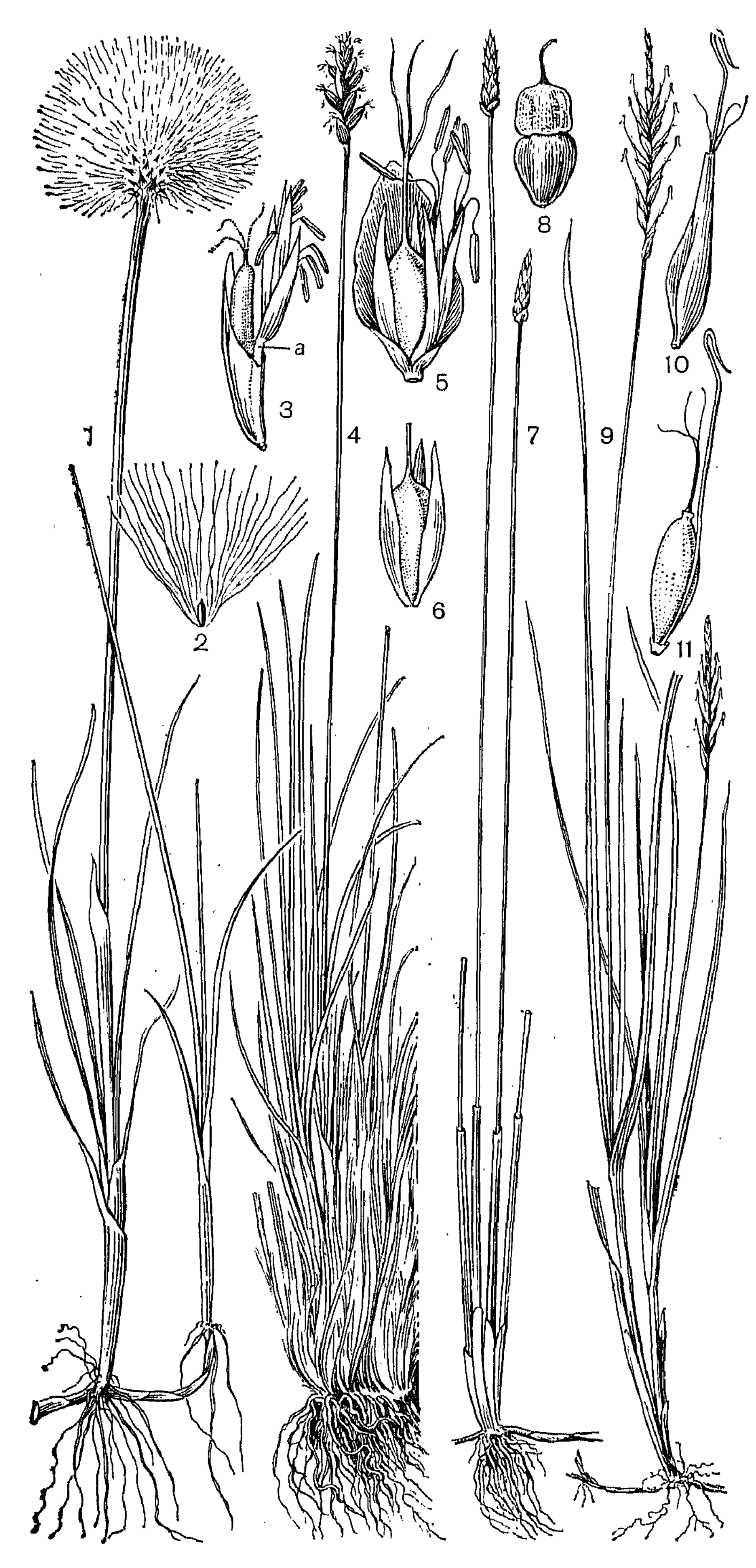


Рис. 167. Осоковые.

П у ш и ц а Ш е й х ц е р а (Eriophorum scheuchzeri): *1* — общий вид растения в стадии плодоношения; *2* — семя с удлинившимися волосками околоцветника. **С х е н о к с и ф и у м л а н ц е т н ы й** (Schoenoxiphium lanceum): *3* — колосок (*а* — ось колоска). **К о б р е з и я с и б и р с к а я** (Kobresia sibirica): *4* — общий вид; *5* — колосок; *6* — плод с околоцветником. **Б о л о т н и ц а к а м ч а т с к а я** (Eleocharis kamtschatica): *7* — общий вид; *8* — плод с сильно увеличенным основанием столбика. **У н ц и н и я п у р п у р н а я** (Uncinia purpurata): *9* — общий вид; *10* — мешочек, из которого выступают рыльцевые ветви и крючковидно загнутая наверху ось колоска; *11* — плод, сидящий в основании оси колоска.

соответствующим местообитаниям снежно-белый или рыжеватый аспект. Многочисленные удлиняющиеся волоски околоцветника являются приспособлением к анемохории. Плотнодерновинные и кочкообразующие виды хорошо размножаются семенами. Однако у длиннокорневищных пушиц основным способом размножения является вегетативный. Пушицы цветут ранней весной, быстро развиваясь из сформированных еще осенью и перезимовавших побегов. Многие пушицы — важные торфообразователи. Некоторые виды служат ценным ранневесенним кормом для оленя и лося.

По всему земному шару, но преимущественно в Новом Свете распространен род *болотница*, или *ситняг* (Eleocharis). Он насчитывает около 200 видов, обитающих обычно по мелководьям, отмелям, берегам водоемов, старицам и травяным болотам; среди болотниц есть и плавающие растения. У всех видов этого рода листья редуцированы до трубчатых влагалищ, иногда с рудиментарной пластинкой в виде короткого зеленого острия. Соцветие состоит из одного верхушечного колоска. Цветки часто имеют околоцветник из 4—8 щетинок. Тычинок 2—3. Столбик обычно с сильно расширенным и остающимся при плодах основанием (стилоподием), часто хорошо отграниченным от плода и имеющим иную, чем последний, консистенцию (рис. 167). *Болотницу сладкую* (E. dulcis), произрастающую в тропиках Старого Света, возделывают главным образом в Юго-Восточной Азии как пищевое растение. В пищу употребляют богатые крахмалом сладкие клубневидные образования на корневищах, которые у культурных форм достигают в диаметре 4 см. Клубни содержат также антибиотики, их применяют в медицине.

В тропических и субтропических областях Африки, Америки и отчасти Азии и Австралии встречается небольшой род *фуйрена* (Fuirena, около 30 видов), интересный тем, что цветки многих его представителей, например *фуйрены реснитчатой* (F. ciliaris), имеют 3 лепестковидные широкие чешуи с утолщенной трехзубчатой верхушкой и отчетливым ноготком (рис. 172). Они супротивны граням плода и чередуются с тремя щетинками, супротивными его углам. Эти чешуи можно было бы считать сегментами внутреннего круга околоцветника, но они расположены между гинецеем и тычинками, что дает некоторое основание рассматривать их в качестве стаминодиев. Фуйрена реснитчатая — однолетнее растение, широко распространенное в Старом Свете по сырым и болотистым местам, но особенно часто по рисовым полям.

Из представителей трибы камышовых следует еще отметить крупный, преимущественно тропический род *фимбристилис* (Fimbristylis), вклю-

чающий около 300 видов, из которых только немногие встречаются в тепло-умеренных областях. Большинство видов этого рода произрастает по открытым сырым и болотистым местам, немногие — в саваннах, саванновых лесах и на сухих каменистых местах. *Фимбристилис серебристый* (F. argentea) и *фимбристилис политрихоидный* (F. polytrichoides) — типичные обитатели мангров. Очень широко распространенные во всех теплых странах *фимбристилис дихотомический* (F. dichotoma) и *фимбристилис прибрежный* (F. littoralis) являются злостными сорняками многих культур. Некоторые виды фимбристилиса используют для изготовления плетеных изделий.

Обособленное положение в трибе камышовых занимает род *дулихиум* (Dulichium), выделяемый иногда в монотипную трибу *дулихиевых* (Dulichieae). Единственный вид этого рода — *дулихиум тростниковый* (D. arundinaceum) — растет по сырым местам в восточной части Северной Америки. Это многолетнее, высокое, похожее на тростник растение с многочисленными расположенными по всему стеблю узлами, от которых отходят листья с почти горизонтальными линейно-ланцетными пластинками. В пазухах верхних листьев имеются рыхлые колосья, состоящие из многочисленных узколинейных колосков с двурядно расположенными кроющими чешуями. Цветки обоеполые, с околоцветником из 6—9 длинных щетинок; тычинок 3; столбик с 3 рыльцевыми ветвями.

Триба *сытевых* (Cypereae) включает 10 родов. Их цветки не имеют околоцветника, колоски почти плоские, вследствие того что кроющие чешуи расположены в них (за редким исключением) в 2 ряда.

Представитель трибы — род *сыть* (Cyperus)— один из крупных в семействе. В него входят свыше 300 видов, широко распространенных в тропических, субтропических и лишь отчасти в умеренных областях. Виды сыти растут преимущественно по берегам водоемов и в других сырых и болотистых местообитаниях, а также как сорняки в поливных культурах. Распространенная в Юго-Восточной Азии *сыть головчатая* (C. cephalotus) обитает обычно на плавающих островах, образованных плотными скоплениями водного папоротника сальвинии (Salvinia) и растения из семейства аронниковых — пистии (Pistia). Этих островов достигают плоды сыти, легко распространяемые водой, благодаря наличию у них толстой губчатой ножки. Виды сыти — многолетние, иногда очень крупные, высотой до 4 м, травы, реже однолетники. Листья прикорневые, обычно линейные, иногда они редуцированы до чешуевидных влагалищ. Соцветие головчатое или чаще зонтиковидное, с несколькими или многочисленными лучами одного или двух-трех порядков, несущими рыхлые или густые колосья или головчатые пучки из почти плоских линейных или линейно-ланцетных колосков с двурядно расположенными кроющими чешуями. При основании соцветия находятся длинные кроющие листья. Цветки сыти обоеполые, без околоцветника. Тычинок (1) 2—3. Столбик с 3 рыльцевыми ветвями. Плод трехгранный.

К роду сыть принадлежит знаменитый *папирус* (C. papyrus), который более 30 веков — с древнейших времен до раннего средневековья — служил источником для получения писчего материала. Папирус — это гигантское многолетнее травянистое растение с почти безлистными, высотой до 4—5 м и диаметром до 7 см стеблями, окруженными при основании кожистыми бурыми чешуевидными влагалищами. Крупное зонтиковидное соцветие диаметром до 90 см с многочисленными (до 100—200) длинными равными лучами первого порядка придает растению пальмовидный облик (рис. 168). Лучи первого порядка длиной 12—45 см образуют на концах 3—5 лучей второго порядка, снабженных при основании узкими поникающими кроющими листьями и несущих цилиндрические колосья длиной 1—2 см, состоящие из небольших плоских колосков. Папирус растет в тропической, преимущественно Восточной Африке. Он образует обширные густые заросли в неглубокой воде вдоль берегов рек и озер, а также своеобразные папирусные болота. В Центральной Африке папирус является одним из главных компонентов водно-болотной растительности. Вместе с некоторыми злаками он вызывает зарастание водоемов, что издавна создает серьезные препятствия для навигации и рыболовства. Папирус обладает повышенной транспирацией. Установлено, что огромные заросли этого растения в долине Белого Нила испаряют около 50% поступающей в него воды, снижая таким образом уровень воды в Ниле.

С глубокой древности папирус широко использовали в Египте, где он произрастал дико или, возможно, куда был интродуцирован из тропических районов Африки. Из папируса делали писчий материал, изобретенный в Древнем Египте примерно в начале III тыс. до н. э. Для его получения сердцевину свежих стеблей разрезали вдоль на узкие, шириной в палец, полоски, которые раскладывали в два слоя, так что полоски одного слоя располагались в продольном, а другого — в поперечном направлении, причем края полосок слегка налегали друг на друга. Затем оба слоя сильно сдавливали, и благодаря содержанию в сердцевине папируса клейкого вещества они склеи-

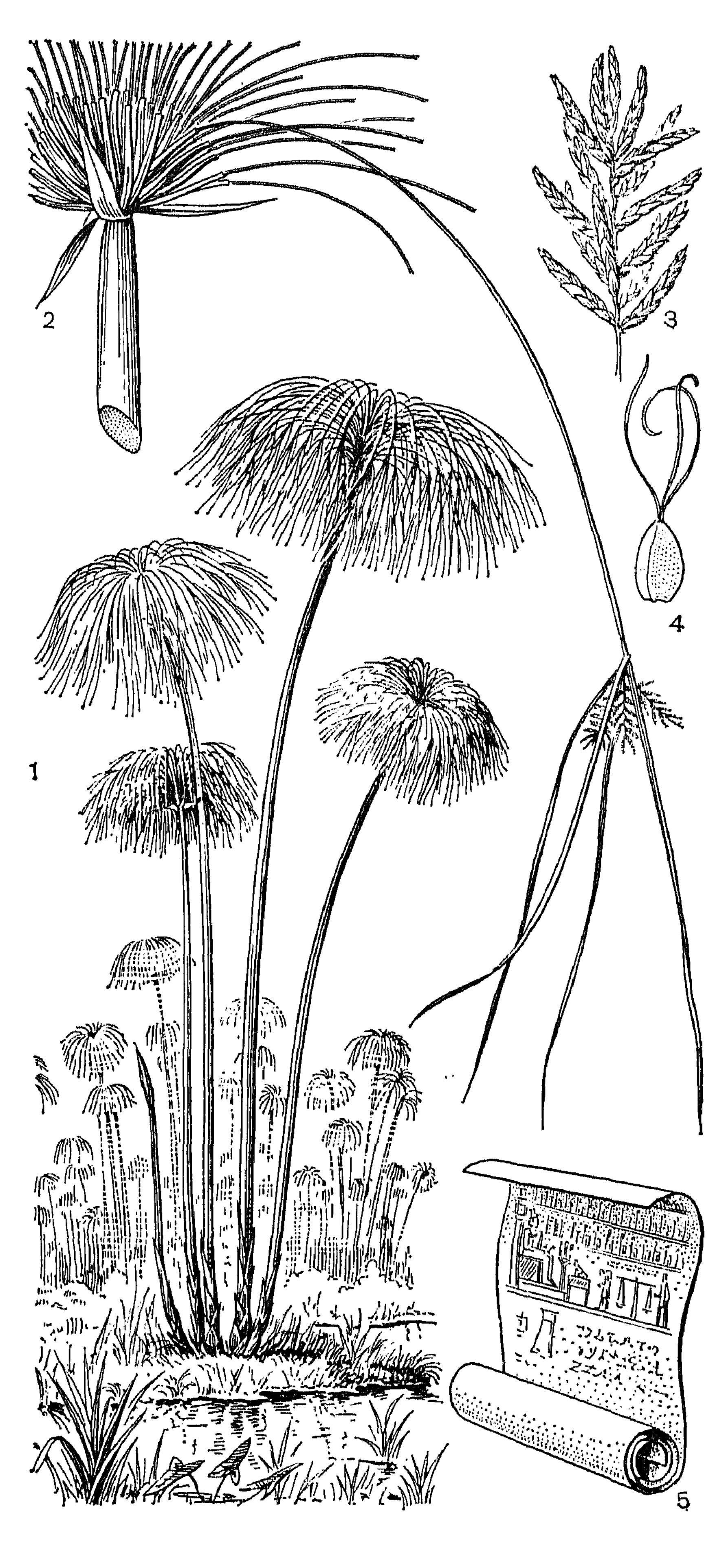


Рис. 168. Папирус (Cyperus papyrus):

1 — общий вид; *2* — основание соцветия (все лучи соцветия, кроме одного, удалены); *3* — колос; *4* — плод; *5* — свиток папируса.

вались, образуя тонкие эластичные листы. Последние высушивали на солнце, полировали кусочками слоновой кости или раковинами и склеивали затем в свитки шириной 20—30 см и длиной до 10, а иногда до 40 м.

Растение, из которого получали писчий материал, называлось древнегреческим словом papyros, которое считают производным древнеегипетского слова papu, что означает «царский». В Древнем Египте папирус считался царским растением со времени Птолемеев — с III в. до *н.* э., а возможно, и гораздо раньше. Папирусом называют также и сам писчий материал, и рукописи на нем. Многочисленные папирусы, известные к настоящему времени, являются ценнейшими источниками для изучения хозяйственной, культурной и политической жизни Древнего Египта и античного мира. Тексты папирусов изучает специальная наука — папирология. Папирусу обязано своим происхождением слово «бумага» в ряде европейских языков — немецкое Papier, французское papier, английское paper. К. Линней использовал латинизированный вариант слова papyros в качестве видового названия растения, о котором идет речь. Самые древние из известных папирусов-рукописей датируются началом III тыс. до н. э. Изображения писцов со свитками папируса в руках уже имелись на рельефах надгробий, относящихся примерно к этому же времени. Широко известна всем по репродукциям найденная в Саккаре и хранящаяся в Лувре статуя царского писца Каи со свитком папируса, которая принадлежит к середине III тыс. до н. э. Древний Египет был почти единственной страной, производящей папирус и экспортирующей его в огромных количествах из Александрии в страны Средиземноморья, где он с середины I тыс. до н. э. получил широкое распространение. В I в. до н. э. на производство папируса в Египте была введена царская монополия. Полагают, что в X в. н. э. папирус был интродуцирован арабами из Египта на остров Сицилия, в окрестности Палермо, где из него получали писчий материал до конца XIII в. По сообщению Плиния, папирус изготовляли на Сицилии уже в III в. до н. э., но из растений, привезенных из Египта. Папирус продолжал расти на Сицилии до 1591 г., когда площади, занимаемые им, были осушены в связи с эпидемией малярии. Вторично он был завезен на этот остров в середине XVII в. На востоке Сицилии папирус встречается и в настоящее время как хорошо натурализовавшееся растение. Папирус выращивали также и в Палестине, куда он проник значительно раньше, чем на Сицилию. Первые упоминания о зарослях этого растения в Палестине имеются у Плиния (23—79 гг. н. э.). Папирус как писчий

материал использовали в Египте еще в IX в. н. э., хотя уже с VIII в. н. э. его стала вытеснять бумага, изобретенная в Китае. В XII в. производство папируса в Египте окончательно прекратилось, а к концу XIX в. прежде так широко культивировавшийся папирус в Египте полностью исчез. Сохранилась только небольшая заросль папируса в одном месте дельты Нила. Сейчас папирус выращивают только как декоративное растение в садах и парках Египта, Бразилии и некоторых других стран с теплым климатом.

Папирус в Древнем Египте служил не только источником для получения писчего материала, его широко использовали и для многих других целей. В сочинениях Галена, Диоскорида, а позднее исламских ученых сообщается о целебных свойствах папируса. Корневище папируса и нижнюю часть его молодых стеблей употребляли в пищу. Из корневища, кроме того, делали домашнюю утварь, использовали его и на топливо. Из стеблей этого растения изготавливали ткани, циновки, рогожи, корзины, веревки, канаты, а также обувь (сандалии и др.). В сочинениях древнегреческого историка Геродота (450 г. до н. э.) говорится, что египетским жрецам разрешалось носить только обувь, сделанную из папируса. Очень эффектные грациозные соцветия папируса часто использовали на празднествах, во время религиозных и других церемоний и обрядов. Папирус широко воспроизводили в искусстве и архитектуре Древнего Египта. Изображения этого растения очень часто встречаются на рельефах гробниц, а многие древнеегипетские храмы украшают своеобразные папирусовидные колонны, чьи капители в обобщенной форме передают зонтики (соцветия) папируса. Орнаменты из стеблей и соцветий папируса можно видеть на различных предметах из гробницы Тутанхамона (XIV в. до н.э.). С доисторических времен из стеблей папируса строили прочные, легкие, водонепроницаемые лодки и плоты, которые служили для охоты, рыбной ловли и как средство передвижения. Уже в наше время, в 1969 и 1970 гг., норвежский ученый Тур Хейердал организовал экспедиции через Атлантический океан от Марокко к берегам Америки на папирусных лодках «Ра-1» и «Ра-2», построенных по древнеегипетским образцам. Во время второй экспедиции, продолжавшейся 57 дней, лодка достигла острова Барбадос в Вест-Индии. Из стеблей папируса было сделано еще одно судно Хейердала — «Тигрис», на котором было совершено плавание в водах Индийского океана.

Папирусом нередко ошибочно называют очень популярную в комнатной и оранжерейной культуре *сыть очереднолистную* (Cyperus alternifolius). Родина этого растения — Мадагаскар и Маскаренские острова. *Сыть съедобная*, или *чуфа, земляной миндаль* (C. esculentus) имеет на корневищах клубневидные, величиной с миндаль образования, ради которых ее возделывают в странах с теплым климатом, главным образом в Средиземноморье. «Клубни» чуфы, богатые крахмалом, сахаром и маслом, употребляют в пищу в сыром, жареном и вареном виде, используют для приготовления кондитерских изделий и получения пищевого масла. Сходное применение имеют и некоторые дикорастущие виды, например *сыть луковицевидная* (C. bulbosus), *сыть круглая* (C. rotundus). Последний вид является также широко распространенным злостным сорняком в посевах риса, хлопчатника и других поливных культур. Корневище *сыти длинной* (C. longus) содержит эфирное масло с запахом фиалки и используется в некоторых странах в парфюмерии и косметике. Из стеблей многих видов, но особенно *сыти малаккской* (C. malaccensis) изготовляют различные плетеные изделия.

Подсемейство *ринхоспоровых* (Rhynchosporoideae) характеризуется обоеполыми, реже однополыми цветками, с околоцветником или без околоцветника, с 1—3, редко большим числом тычинок и гинецеем, состоящим из 2—3 плодолистиков. Колоски мелкие, ланцетные, обычно 1—3-цветковые, с 3—7 кроющими чешуями, расположенными по спирали или реже в 2 ряда, из них нижние, а иногда и верхняя чешуя стерильные. Это подсемейство состоит из 4 триб: собственно *ринхоспоровых* (Rhynchosporeae), *гиполитровых* (Hypolytreae), *склериевых* (Sclerieae) и *криптангиевых* (Cryptangieae). Триба ринхоспоровых, включающая около 40 родов, — самая крупная в семействе. Ее представители имеют обоеполые, редко однополые цветки с околоцветником или реже без околоцветника. Колоски состоят из 2—3, реже из одного цветка. Расскажем о некоторых представителях этой трибы. Начнем с очень своеобразного и, возможно самого примитивного среди осоковых рода *ореоболус* (Oreobolus). Он включает 10—12 видов, 5 из которых встречаются только в тропиках (юг полуострова Малакка, Суматра, Калимантан, Сулавеси, Новая Гвинея, Таити, Гавайские острова, юг Центральной и северо-запад Южной Америки), 1 вид — в Новой Гвинее, на юго-востоке Австралии и в Тасмании, а остальные — в южном умеренном, субантарктическом и антарктическом поясах (юго-восток Австралии, Тасмания, Новая Зеландия с островами Окленд и Кэмпбелл, Чили, Огненная Земля и Фолклендские острова). Трем последним территориям свойствен только 1 вид — *ореоболус тупоугольный* (O. obtusangulus, рис. 169). Виды ореоболуса обитают преимущественно в горах, но в некоторых районах Но-

вой Зеландии и субантарктической Южной Америки спускаются до уровня моря. В тропиках они встречаются только на больших высотах (2600—4000 м над уровнем моря). Представители этого рода — одни из характерных растений низкотравных субальпийских и альпийских болот и сырых и болотистых местообитаний. Это низкие многолетники, высотой 4—10 см, формирующие густые дерновины, полушаровидные рыхлые подушки или ковры. Дерновины ряда видов, отмирая в центре и продолжая расти с краев, образуют пустые в середине круги, так называемые «ведьмины кольца», свойственные некоторым грибам и немногим цветковым растениям. Сильно ветвистые стебли ореоболуса очень густо облиствены обычно двурядно расположенными листьями, с жесткими, узкими, желобчатыми пластинками и широкими открытыми влагалищами. Репродуктивные побеги возникают в пазухах самых верхних листьев и несут обычно только один верхушечный одноцветковый колосок с 3—5 чешуевидными кроющими листьями или иногда еще 1—2 боковых пазушных колоска. Цветки обоеполые, обычно с более или менее лепестковидным околоцветником, состоящим из 6 расположенных в два круга беловатых или оранжеватых ланцетных кожистых свободных или немного сросшихся при основании сегментов, остающихся в виде короны на верхушках стеблей после опадания плода и чешуй. Тычинок 3; столбик с 3 рыльцевыми ветвями. Плод тупотрехгранный, блестящий, с довольно толстым перикарпием. Благодаря наличию относительно хорошо развитого околоцветника род ореоболус считают одним из наиболее примитивных в семействе осоковых. Открытые влагалища листьев также, по-видимому, следует рассматривать в качестве первичного признака. Но соцветие ореоболуса, редуцированное до 1, очень редко 2—3 одноцветковых колосков, является специализированным.

Самым крупным в рассматриваемой трибе является род *ринхоспора*, или *очеретник* (Rhynchospora). В него входит около 200 видов, произрастающих по всему земному шару, но главным образом в субтропической и тропической Америке и Вест-Индии. Они обычно растут по болотам, берегам водоемов, сырым и заболоченным лесам и кустарникам, но несколько видов обитает в сезонно сухих саваннах и саванновых лесах. Некоторые виды, например *ринхоспора щитковидная* (R. corymbosa) и *ринхоспора морщинистая* (R. rugosa), распространенные по всем тропическим и субтропическим областям, доминируют в растительном покрове болотистых территорий. Род представлен многолетними, очень редко однолетними травами с прикорневыми и стеблевыми листья-

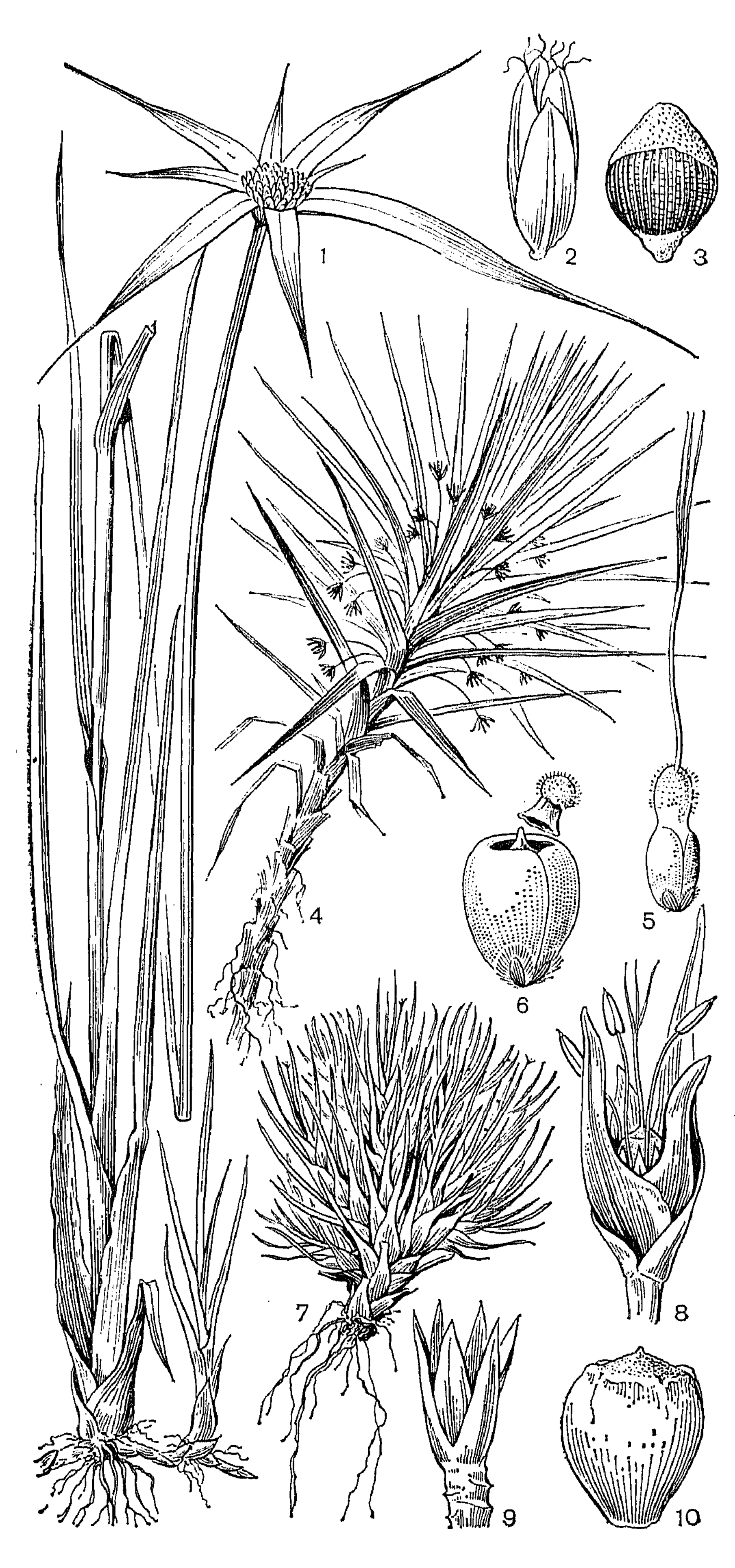


Рис. 169. Осоковые.

Дихромена широколистная (Dichromena latifolia): *1* — общий вид; *2* — колосок; *3* — плод с увеличенным основанием столбика. Цефалокарпус драценула (Cephalocarpus dracenula): *4* — общий вид; *5* — женский цветок; *6* — плод, заключенный в мешочковидный орган, окруженный при основании околоцветником (наверху виден отделившийся от мешочка булавовидный носик). Ореоболус тупоугольный (Oreobolus obtusangulus): *7* — общий вид; *8* — колосок; *9* — околоцветник; *10* — плод.

ми. Соцветия у ринхоспоры большей частью метельчатые, с ветвями, несущими головчатые, пучковидные, щитковидные или зонтиковидные соцветия. Ланцетовидные, мелкие (1) 2—3-цветковые колоски сидят на конечных веточках соцветия по одному или по 2—3. Цветки обоеполые или обычно нижний обоеполый, а верхние мужские. Околоцветник состоит из 5—13 щетинок с мелкими зубцами, но у некоторых видов с длинными волосками. Столбик имеет сильно расширенное, иногда очень длинное клювовидное основание, остающееся при плодах. Ринхоспору щитковидную и некоторые другие виды используют для изготовления циновок, ширм, обуви, корзин и других плетеных изделий.

К ринхоспоре близок род *дихромена* (Dichromena), замечательный тем, что отдельные его представители являются вторичноэнтомофильными растениями. В этот род входит свыше 20 (по другим данным до 60) видов, распространенных в тропической Америке и Вест-Индии, из них 2 вида встречаются, кроме того, на юге и юго-востоке США. Колоски у дихромены тесно скучены в верхушечное головчатое соцветие, окруженное при основании оберткой из 4—8 кроющих листьев. У некоторых видов, например у *дихромены реснитчатой* (D. ciliata) и *дихромены широколистной* (D. latifolia) они более или менее горизонтально расположенные, относительно широкие и окрашенные в белый цвет, отчего все соцветие походит на крупный цветок с белым венчиком (рис. 169). Специальными наблюдениями над дихроменой реснитчатой установлено, что это растение энтомофильное (Е. Лепик, 1955). Цветки дихромены утратили околоцветник, и функцию лепестков — привлечение насекомых — взяли на себя уподобившиеся венчику кроющие листья. Поэтому-то энтомофилия у дихромены реснитчатой является вторичной. Имитирующие белые цветки соцветия этого растения хорошо заметны насекомым со значительного расстояния, и они регулярно посещают их для сбора пыльцы. Главные опылители дихромены реснитчатой — дикие тропические пчелы из рода тригона (Trigona), которых в изобилии можно встретить на ее соцветиях. Эта дихромена привлекает также многочисленных медоносных пчел и шмелей. Энтомофилия, несомненно, свойственна и упомянутой выше дихромене широколистной, имеющей еще более эффектные, чем у дихромены реснитчатой, белые кроющие листья. Интересно отметить, что эти две дихромены, приспособившиеся к энтомофилии, обитают на открытых территориях, где нет недостатка в насекомых, в то время как виды того же рода, но произрастающие в тенистых, бедных насекомыми местах, являются анемофильными растениями с обычными зелеными кроющими листьями. Другой вторичноэнтомофильный представитель семейства — южноафриканский вид *фициния лучистая* (Ficinia radiata) — принадлежит к трибе камышовых. Очень вероятно, что энтомофилия установилась у тропического американского растения *ринхоспоры белеющей* (Rhynchospora albiceps), которая выглядит совершенно так же, как и дихромена реснитчатая, но имеет несколько более мелкие соцветия. Полагают, что становление энтомофильного способа опыления происходит у произрастающей в Центральной Америке *сыти нежной* (Cyperus tenerrimus), в популяциях которой встречаются особи с почти белыми колосками.

Род *гания* (Gahnia) включает около 35 видов, распространенных главным образом в Австралии, а также в Новой Зеландии, Тасмании, Океании и Юго-Восточной Азии. Представители этого рода растут на равнинах и в горах, преимущественно в умеренно сырых местах, на открытых песчаных пространствах, в вересчатниках, саванновых лесах и скрэбах, на каменистых вулканических субстратах вблизи кратеров вулканов, где они являются пионерными растениями. Реже виды гании встречаются на болотах, в мшистых лесах и по речным банкам. Род представлен многолетними, часто высокими, образующими густые дерновины или кочки травами с прикорневыми и стеблевыми, нередко двурядно расположенными листьями с жесткой пластинкой и развитым язычком. Соцветие сложное, метельчатое, образованное верхушечной и пазушными метелками. Колоски мелкие, состоящие из одного обоеполого цветка или из двух цветков — верхнего обоеполого и нижнего — с рудиментарным гинецеем или чисто мужского. Околоцветника нет. Тычинок 3—6; их нити после цветения обычно сильно (до 3—4 см) удлиняются, что является характерной особенностью рода. Плоды блестящие, часто желтые, оранжевые или красные, с твердым перикарпием. При выпадении из колосков они повисают на соцветии с помощью прикрепленных к их основанию удлинившихся тычиночных нитей, верхушки которых оказываются связанными различным образом с соцветием. Г. Бенл (1937, 1940) описывает четыре способа, посредством которых нити тычинок удерживаются на нем. Из них наиболее распространены два. Первый свойствен растениям с одноцветковыми колосками, например *гании яванской* (G. javanica), *гании шероховатой* (G. aspera). У них свободные концы нитей с уже опавшими пыльниками ложатся на кроющие чешуи своего колоска и зажимаются их завернувшимися краями. Отделившиеся от цветоложа плоды повисают на нитях, концы которых оказываются защемленными остающимися на соцветии

кроющими чешуями (рис. 170). Второй способ закрепления тычиночных нитей на соцветии встречается у видов с двухцветковыми колосками, например у *гании пестрой* (G. psittacorum, рис. 170, *10*). Он состоит в том, что тычиночные нити обоеполого цветка переплетаются вследствие гигроскопичности с тоже удлинившимися тычиночными нитями мужского цветка того же колоска. Плод, выпавший из обоеполого цветка, повисает на нитях, общая длина которых в результате переплетения получается почти вдвое больше, чем при первом способе, и достигает 6—7 см. Полагают, что удерживание плодов на соцветии в висячем положении на удлинившихся тычиночных нитях является приспособлением к орнитохории. Плоды могут висеть на соцветии до 2 лет.

Плоды гании не перевариваются птицами из-за твердого перикарпия, по своей яркой окраской, хорошо заметной на фоне темного соцветия, они привлекают птиц, которые склевывают их, принимая за съедобные плоды других растений. Достоверно известно, что плоды гании яванской разносят похожие на дроздов птицы из рода пикнонотус (Pycnonotus), а плоды гании пестрой — попугаи.

Познакомимся еще с одним представителем трибы. Это род *меч-трава* (Cladium), включающий 3—4 вида, произрастающих в умеренных, субтропических и тропических областях, но отсутствующих почти по всей внетропической Азии, а также в Австралии. Наиболее распространена *меч-трава ямайская* (C. jamaicense), встречающаяся в тропической и субтропической Америке, Малезии и на некоторых островах Океании. Преимущественно европейским растением является *меч-трава обыкновенная* (C. mariscus, рис. 165). Виды меч-травы растут по краям зарастающих озер, низинным и ключевым болотам, болотистым берегам водоемов, образуя местами обширные чистые заросли. Так, например, меч-трава ямайская покрывает во Флориде многие квадратные мили. Представители этого рода — крупные, высотой до 1,5—2 м, многолетние травы с ползучим корневищем и толстыми полыми облиственными по всей длине стеблями. Листья кожистые, линейные, ложнодорсивентральные (с сосудистыми пучками, расположенными в 2 ряда), с мелкопильчатыми острорежущими краями, за что эти растения и получили название меч-трава. Общее соцветие длинное, метельчатое, с верхушечным и несколькими боковыми щитковидными или зонтиковидными соцветиями, которые состоят из очень многочисленных мелких колосков, собранных в головчатые пучки. Плод яйцевидный или конический, в сечении округлый, с утолщенным губчатым экзокарпием, в основании с щитковидным или блюдце-

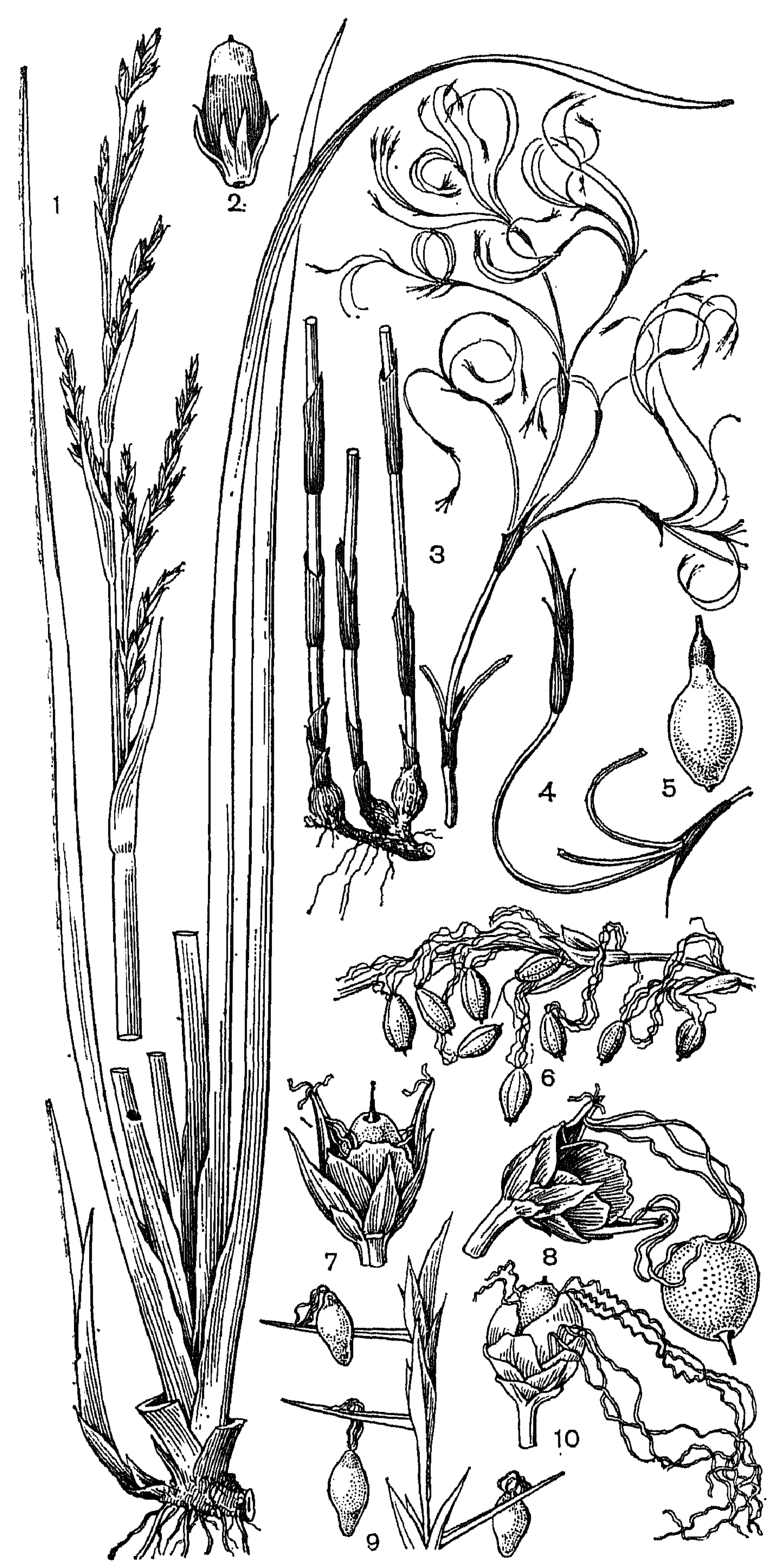


Рис. 170. Осоковые.

Лепидосперма удлиненная (Lepidosperma longitudinale): *1* — общий вид; *2* — плод с околоцветником и увеличенным основанием столбика. Каустис извилистый (Caustis flexuosa): *3* — основания стеблей с корневищем и часть соцветия; *4* — ветвь соцветия с колоском (два других колоска удалены); *5* — плод с увеличенным основанием столбика. Гания высокая (Gahnia procera): *6* — часть соцветия с плодами, висящими на удлинившихся тычиночных нитях. Гания шероховатая (G. aspera): *7* — одноцветковый колосок с плодом (концы тычиночных нитей зажаты краями кроющих чешуй); *8* — плод, выпавший из колоска и повисший на зажатых чешуями тычиночных нитях. Махерина Гунна (Machaerina gunnii): *9* — часть соцветия с висящими на тычиночных нитях плодами (концы нитей зажаты кроющей чешуей). Гания пестрая (Gahnia psittacorum): *10* — двухцветковый колосок (удлинившиеся тычиночные нити верхнего, обоеполого цветка переплелись с тоже удлинившимися нитями нижнего, мужского цветка).

видным диском. Меч-трава размножается главным образом вегетативно, посредством длинного корневища. Плоды распространяются водой; благодаря губчатому экзокарпию они сохраняют плавучесть до 15 и более месяцев.

К меч-траве близок род *махерина* (Machaerina, около 45 видов), распространенный главным образом в Австралии, а также в тропиках Азии, Африки и Америки. Некоторые его виды, например *махерина Гунна* (M. gunnii, рис. 170), имеют такие же приспособления к орнитохории, как у рода гания. У представителей махерины билатеральные листья. Последние свойственны также многим видам тоже преимущественно австралийского рода *лепидосперма* (Lepidosperma, около 50 видов), например *лепидосперме удлиненной* (L. longitudinale, рис. 170).

Обзор трибы ринхоспоровых мы завершим эндемичным для Австралии родом *каустис* (Caustis), включающим 10 видов, которые являются типичными представителями ксерофильной австралийской флоры. Они наиболее характерны для приморских районов, встречаясь по сухим песчаным местам, холмам, верещатникам, светлым лесам. Это очень жесткие, иногда высокие (до 120 см) многолетние травы с ползучим корневищем. Они совсем лишены зеленых листьев, и ассимилирующими органами у них служат стебли и ветви соцветия. Стебли у каустиса по всей длине со многими узлами, от которых отходят темно-коричневые влагалища. Соцветия рыхлые, метельчатые, с многочисленными, иногда сильно извитыми, как, например, у *каустиса извилистого* (C. flexuosa), ветвями, что придает растениям крайне своеобразный облик. При первом взгляде на каустис извилистый (рис. 170) трудно даже предположить, что перед нами представитель семейства осоковых. Конечные, довольно длинные, изогнутые веточки соцветия несут обычно одиночные двухцветковые колоски; многие из этих веточек являются стерильными, и в этом случае их легко принять за листья.

Триба *гиполитровых* (Hypolytreae) включает 10—14 родов, распространенных в тропическом и отчасти в субтропических поясах обоих полушарий. Ее представители имеют однополые цветки, собранные в мелкие, обычно сильно сплюснутые в дорсивентральном направлении колоски, образующие сложные соцветия (головчатые, метельчатые или колосовидные). Колоски состоят из верхушечного женского цветка и пазушных однотычинковых мужских цветков. По строению колосков гиполитровые резко отличаются от всех остальных родов семейства осоковых, у которых все цветки в колосках, включая и самый верхний, являются пазушными. Иными словами, колоски у гиполитровых верхоцветные, а у остальных осоковых бокоцветные. У наиболее примитивных родов гиполитровых, например у *сцирподендрона* (Scirpodendron), колоски имеют многочисленные (до 10 и более) мужские цветки, сидящие в пазухах спирально расположенных (кроме двух нижних) кроющих чешуй. Две нижние кроющие чешуи, отличающиеся от остальных заметно более крупными размерами и наличием острого киля, расположены супротивно друг другу (рис. 171). Самые верхние чешуи нередко стерильные. Женский цветок представителей этого рода состоит из одного только гинецея. В процессе эволюции количество мужских цветков в колосках уменьшается до 2—3. У рода мапания (рис. 172) их только 3, а завязь (плод) окружена тремя чешуями, которые несколько отличаются по форме от чешуй мужских цветков и рассматриваются или как околоцветник женского цветка, или как кроющие чешуи, в чьих пазухах полностью редуцировались мужские цветки. В роде *лепирония* (Lepironia) завязь окружают 4 чешуи. Самые специализированные колоски у рода *гиполитрум* (Hypolytrum). Они состоят из верхушечного, лишенного околоцветника женского и двух мужских цветков, сидящих в пазухе двукилевой кроющей чешуи, возникшей, по всей вероятности, в процессе эволюции в результате срастания краями двух нижних супротивных чешуй, подобных таковым у сцирподендрона. У *гиполитрума колючего* (H. pungens) двукилевая чешуя срослась своими краями, образовав мешочковидный орган, заключающий гинецей и 2 тычинки. Колосковую природу этой структуры можно обнаружить только методом сравнительной морфологии и анатомии. Триба гиполитровых включает многолетние травы, часто с кожистыми листьями, состоящими из широкой ланцетной или линейной пластинки, черешка и влагалища.

Расскажем о двух родах трибы гиполитровых — сцирподендроне и мапании. Первый из них включает только один вид — *сцирподендрон Гера* (Scirpodendron ghaeri), широко распространенный от Шри-Ланки до Филиппин, Австралии, Новой Гвинеи и Полинезии. Он растет на уровне моря, в болотистых лесах, заливаемых морскими приливами, по окраинам мангров и вдоль устьев рек, образуя обширные чистые заросли. Сцирподендрон — это похожая на небольшие пандანусы (Pandanus) многолетняя трава. Дерновины этого растения достигают в диаметре 2 м. Его крепкие, невысокие (до 60 см), диаметром 8—10 мм стебли окружены многочисленными (до 20) листьями с короткими открытыми влагалищами и очень длинными (2—4 м) кожистыми пластинками шириной 2—5 см (рис. 171). Густые метельчатые

соцветия с длинными (до 150 см) кроющими листьями у основания образованы многочисленными пучками сложных колосков, похожих внешне на простые колоски камыша. Эти сложные колоски состоят из мелких, скрытых за чешуевидными прицветниками простых колосков, о строении которых было рассказано при обзоре трибы. Плоды у сцирподендрона довольно крупные (длиной около 1 см), с 6—10 продольными ребрами, костянковидные, с мясистым экзокарпием, который при высыхании становится губчатым. Они распространяются водой во время поднятия ее уровня, а также крысами, поедающими высохший экзокарпий. Листья сцирподендрона используют для изготовления циновок, рогож, кровли. Мясистый экзокарпий его плодов употребляет в пищу местное население островов Самоа.

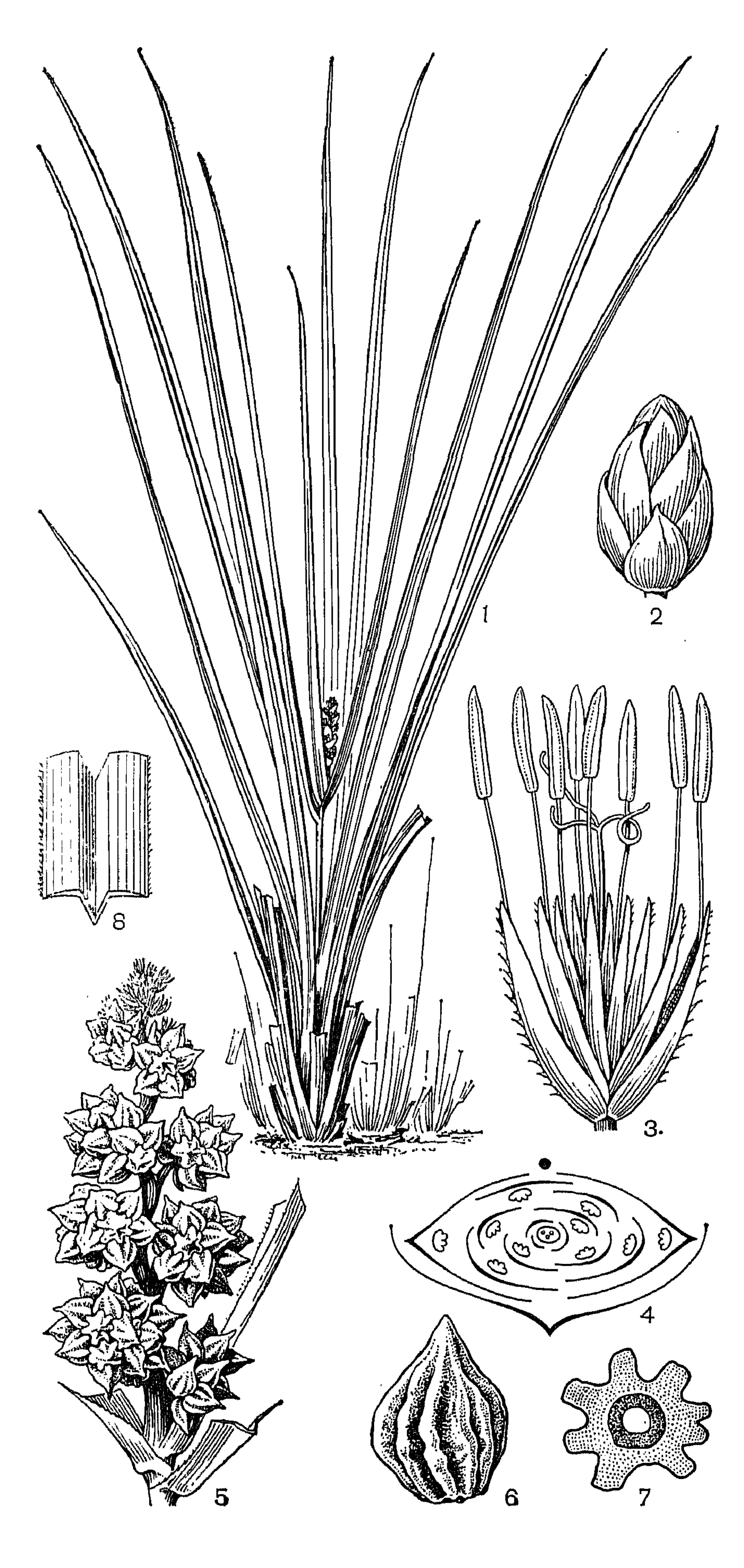


Рис. 171. Сцирподендрон Гера (Scirpodendron ghaeri):

1 — общий вид; *2* — сложный колосок; *3* — простой колосок (видны 8 однотычинковых мужских цветков и 1 женский цветок); *4* — диаграмма колоска; *5* — соцветие в период плодоношения (кроющие листья обрезаны); *6* — плод; *7* — поперечный разрез плода; *8* — часть пластинки листа.

Другой представитель трибы гиполитровых — *мапания* (Mapania) — пантропический род, включающий около 50 видов. Центром его видового разнообразия является Малезия, где произрастает 25 видов. Виды мапании обитают от уровня моря до 1000 м (иногда до 2000 м) над уровнем моря, встречаясь обычно в густых болотистых дождевых лесах, по тенистым берегам потоков и мелководьям. Это многолетние, иногда очень крупные травы с ползучим корневищем, кожистыми, нередко широкими листовыми пластинками, часто резко суженными в черешок, а на верхушке оттянутыми в длинное нитевидно-трехгранное остроконечие. Цветоносные стебли или центральные, развивающиеся из верхушечной почки, или боковые, образующиеся в пазухах листьев вегетативного побега, который в течение некоторого времени нарастает моноподиально, а затем сменяется симподиально возникающим новым побегом. Соцветие густое, головчатое, состоящее из многочисленных сложных колосков или реже из одного верхушечного. Сложные колоски образованы сильно редуцированными простыми колосками (рис. 172), о строении которых было сказано выше. Плоды костянковидные с толстым мясистым или губчатым перикарпием. Имеются сведения, что некоторые африканские виды мапании опыляются улитками. Из представителей этого рода отметим *мапанию крупноголовую* (M. macrocephala), головчатые соцветия которой достигают в диаметре 7—9 см и окружены при основании очень длинными (до 1,5 м) кроющими листьями. Благодаря широким, линейным, кожистым листьям длиной 1—3 (до 4,5) м, значительно превышающим стебли, это растение, так же как и сцирподендрон, напоминает небольшие панданусы.

К трибе *склериевых* (Sclerieae) относятся 4—5 родов, распространенных преимущест-

венно в тропическом поясе обоих полушарий. Их представители имеют лишенные околоцветника однополые цветки и обычно однополые колоски, образующие метельчатое или головчатое соцветие. Женские колоски одноцветковые, мужские состоят из нескольких цветков. У рода *склерия* (Scleria) имеется расширяющийся в диск гинофор. Завязь и плод других представителей (например, у южноамериканских родов *калиптрокария* — Calyptrocarya, *бисбекелера* — Bisboeckelera) окружены замкнутым мешочковидным образованием, морфологическая природа которого еще не ясна. У рода бисбекелера он, возможно, является метаморфизированным околоцветником, а у калиптрокарии — органом, гомологичным диску склерии. Два последних рода трибы имеют специализированные листья: их ланцетная пластинка сужена в трехгранный в сечении желобчатый черешок, расширяющийся во влагалище.

Род склерия принадлежит к наиболее крупным родам семейства осоковых. Он включает около 200 видов, широко распространенных в тропических и отчасти в субтропических поясах обоих полушарий, а отдельные виды достигают умеренных областей Северной Америки (до юго-востока Канады) и Японии (остров Хонсю). Многие виды склерий доминируют в растительном покрове разнообразных тропических сырых и болотистых местообитаний, часто образуя густые чистые заросли. Они растут от уровня моря до 1000—1500 м (2200 м) над уровнем моря, встречаясь в густых влажнотропических вечнозеленых лесах, в болотистых саванновых лесах, на открытых болотистых пространствах и болотах, по берегам водоемов, рисовым полям, иногда по относительно сухим открытым местам.

Склерии — обычно многолетние, часто высокие (до 2 м и более) травы, стебли которых нередко облиственные по всей длине и иногда ветвящиеся. Несколько видов являются лазающими лианами, например обитающая обычно в густых тропических лесах *склерия режущая* (S. secans). Ее тонкие, длиной до 12 м стебли, опираясь на соседние деревья и кустарники, взбираются по ним на высоту до 7—8 м при помощи мелких обращенных вниз зубцов, расположенных на влагалищах листьев и их пластинках. Падая на землю, эта лиана образует труднопроходимые спутанные скопления. Листья у склерий линейные; свободный край влагалища листа нередко язычковидный. Однополые цветки склерий собраны в многочисленные мелкие однополые, очень редко обоеполые колоски, образующие метельчатое соцветие. Женские колоски состоят только из одного цветка и нескольких стерильных двурядно рас-



Рис. 172. Осоковые.

С к л е р и я г л а д к а я (Scleria levis): *1* — часть соцветия; *2* — веточка соцветия с женским колоском (слева), заключающим плод, и мужским колоском (справа); *3* — плод, окруженный при основании трехлопастным диском. Ф у й р е н а р е с н и т ч а т а я (Fuirena ciliaris): *4* — общий вид растения; *5* — плод с лепестковидными чешуями и щетинками. М а п а н и я д л и н н о о с т р о к о н е ч н а я (Mapania cuspidata): *6* — общий вид растения (из пазух нижних листьев выходят цветоносные побеги с колосьями); *7* — колосок с тремя однотычинковыми мужскими цветками и одним женским цветком; *8* — плод.

положенных кроющих чешуй, мужские — из немногих цветков с 1—3 тычинками, иногда сросшимися при основании своими нитями. Характерная особенность рода — наличие у женских цветков короткого утолщенного гинофора, который называют также гипогинием или плюской. Гинофор обычно расширяется наверху в более или менее трехлопастный диск, который плотно охватывает основание зрелого плода (рис. 172); у *склерии суматранской* (S. sumatrensis) гинофор бокаловидный и почти полностью окружает плод. Иногда диск ошибочно принимают за околоцветник. Плоды склерий обычно шаровидные, с очень твердым околоплодником, часто белые, иногда пурпурные или черноватые, блестящие, гладкие или с разнообразной скульптурой, голые или опушенные. Склериям свойственна орнитохория. Так, в желудках различных мелких птиц находят плоды склерии суматранской. Они не перевариваются птицами из-за очень твердого перикарпия, но привлекают их ярким контрастным сочетанием черноватых плодов и окружающих их красных бокаловидных гинофоров. Плоды других склерий разносят утки и коростели.

К трибе склериевых тесно примыкает нередко включаемая в нее триба *криптангиевых* (Cryptangieae), объединяющая 8—10 в основном небольших (или монотипных) родов, распространенных в тропической и отчасти Южной Африке, на Мадагаскаре и в тропической Америке. Представители этой трибы высокоспециализированы в отношении строения репродуктивных органов. Их колоски и цветки всегда однополые и иногда двудомные. Женские колоски одноцветковые, мужские 1—3-цветковые. Характерная особенность трибы, сближающая ее с трибой склериевых, состоит в том, что завязь и плод у ее представителей полностью окружены замкнутым мешочковидным (как у осок) образованием с отверстием наверху, из которого выставляются часть столбика и рыльцевые ветви. У некоторых видов при основании мешочка имеется околоцветник, состоящий из трех волосистых по краям чешуй, или щетинок, или волосков. Мешочковидная структура у криптангиевых, так же как и у склериевых, изучена еще далеко не достаточно. Полагают, что она возникла в результате разрастания гинофора и является поэтому органом осевого происхождения, не гомологичным мешочку осок — органу листового происхождения. У одних криптангиевых мешочек только окружает плод, не срастаясь с ним, у других он частично срастается с перикарпием плода, а у южноамериканского рода *лагенокарпус* (Lagenocarpus) и двух близких ему родов мешочек полностью срастается с плодом.

Одним из наиболее интересных представителей трибы и всего семейства осоковых является род *микродракоидес* (Microdracoides), единственный вид которого — *микродракоидес чешуйчатый* (M. squamosa) — произрастает в экваториальной Западной Африке на гранитных обнажениях и плитах песчаника (рис. 173). Это растение высотой 0,5—1 м (иногда до 1,6 м) похоже на драконово дерево (Dracaena draco) в миниатюре, отсюда и название рода — микродракоидес. Вторичного роста у этого растения, как и у всех остальных осоковых, не происходит. Ствол и ветви микродракоидеса чешуйчатого густо покрыты черепитчато расположенными основаниями опавших листьев, похожими на чешуи, что придает растению архаичный облик. Под основаниями листьев развиваются многочисленные густо оплетающие стебель беловатые воздушные корни. Их наружный покров состоит из тонкостенной губчатой ткани. В сезон дождей этот покров адсорбирует скапливающуюся между стеблем и остатками листьев влагу, которую микродракоидес использует в течение наступающего после дождей длительного сухого периода. Такие же корни имеет еще только один род осоковых цефалокарпус, также относящийся к трибе криптангиевых. Листья у микродракоидеса чешуйчатого располагаются густыми пучками на верхушках ветвей. Они довольно короткие (длиной обычно около 6 см), узколинейные, жесткие, с толстой кутикулой. Микродракоидес — двудомное растение. В пазухах его самых верхних листьев развиваются репродуктивные побеги, несущие рыхлое метельчатое соцветие, образованное собранными в головчатые пучки мелкими ланцетными колосками. Женские колоски состоят из одного пестичного цветка, сидящего в пазухе кроющей чешуи, и 2—3 стерильных чешуй. Завязь и плод заключены в ланцетовидный мешочек, окруженный при основании околоцветником из трех чешуек с длинными волосками по краям. Плод яйцевидный или шаровидный. Тычиночные колоски состоят из 2 тычиночных цветков с 3 тычинками.

Интересен и другой африканский монотипный род — *афротрилепис* (Afrotrilepis), очень близкий к африканскому же роду *колеохлоа* (Coleochloa). Листья у представителей этих родов имеют открытые, как у злаков, влагалища и состоящие из волосков язычки. *Афротрилепис волосистый* (Afrotrilepis pilosa), более известный под названием *эриоспора волосистая* (Eriospora pilosa), имеет восходящий, покрытый остатками опавших листьев, простой или разветвленный ствол высотой до 60 см, несущий наверху пучок длинных, узких, опушенных, двурядно расположенных, поникающих

листьев. Это растение встречается в тропической Западной Африке, преимущественно на гранитных массивах, среди камней, образуя местами большие заросли. В период дождей в них скапливается вода и образуются своеобразные экологические ниши, в которых поселяются пузырчатка, сфагнум, а на стволах афротрилеписа — даже эпифитные орхидеи. Полагают, что возраст крупных экземпляров этого растения — несколько веков.

Из американских представителей трибы криптангиевых отметим род цефалокарпус, включающий 5—7 видов, распространенных в экваториальной Южной Америке. Они растут в лесном поясе гор на высоте до 2000 м над уровнем моря на влажных местах, у водопадов, на покрытых мхом больших камнях и скалах и даже как эпифиты на коре деревьев (*цефалокарпус линейнолистный* — C. leariifolius). Цефалокарпусы похожи внешне на маленькие драцены, и один из видов этого рода так и назван — *цефалокарпус драценула* — C. dracenula (драценула — уменьшительное от родового названия драцена). Они имеют простой или разветвленный ствол высотой 6—30 см, покрытый основаниями опавших листьев, под которыми, как у микродракоидеса, развиваются воздушные корни. На верхушках ствола или ветвей в рыхловатых пучках расположены довольно жесткие, узкие (шириной 1,5—3,5 мм), отклоненные в стороны листья, из пазух которых по одному или по 3—8 выходят многочисленные тонкие цветоносные побеги с небольшим пучковидноголовчатым соцветием. Оно образовано 2(5)-цветковыми мужскими и одноцветковыми женскими колосками или только одними мужскими. Оригинальной особенностью цефалокарпуса, которая отражена в названии этого рода, является наличие на верхушке плода, а точнее, сросшегося с ним в значительной степени мешочка, булавовидного носика (рис. 169), заключающего остаток столбика и позднее опадающего. В период цветения из него выставляется часть столбика с 3 рыльцевыми ветвями. При основании одетого мешочком плода имеется околоцветник, состоящий из трех мелких, длинноресничатых, немного сросшихся между собой чешуек.

Подсемейство собственно *осоковых* (Caricoideae) характеризуется однополыми цветками, не имеющими околоцветника, за исключением *кобрезии сибирской* (Kobresia sibirica), у которой он состоит из трех бурых чешуй (рис. 167). Колоски у представителей этого семейства сидят в пазухах чешуевидных кроющих листьев и окружены чешуей, расположенной на вентральной (брюшной) стороне колоска и гомологичной предлисту вегетативного побега. У родов *схеноксифиум* (Schoenoxiphium) и *кобрезия*



Рис. 173. Микродракоидес чешуйчатый (Microdracoides squamosa):

1 — общий вид растения без цветоносных побегов; *2* — часть ветви с цветоносным побегом; *3* — женский колосок; *4* — мешочек (внутри его плод, а при основании — околоцветник); *5* — сегмент околоцветника.

(Kobresia) эта чешуя имеет несросшиеся или до половины (редко до верхушки) сросшиеся края, а у родов *унциния* (Uncinia) и *осока* (Carex) она сильно метаморфизированная, замкнутая, мешочковидная. Схеноксифиум и кобрезия имеют обычно обоеполые колоски с удлиненной (у первого рода) и сильно укороченной, едва развитой (у второго рода) осью. У унцинии и осоки колоски редуцированы до одного женского цветка, заключенного в мешочковидную чешую, называемую мешочком. У видов унцинии женский цветок сидит в основании еще сохранившейся колосковой оси; последняя у подавляющего большинства осок полностью редуцирована. Тычинок 3. Столбик с 2—3 рыльцевыми ветвями. Подсемейство состоит из одной трибы *осоковых* (Cariceae), включающей 4 рода. Самым примитивным из них является схеноксифиум, насчитывающий около 15 видов, из которых 2 произрастают на Мадагаскаре, а остальные — в Южной Африке. Они растут в горах, по сырым и болотистым местам. Это многолетние травы с прикорневыми, обычно плоскими листьями и колосовидным или метельчатым соцветием. Колоски окружены замкнутой в различной степени, иногда мешочковидной чешуей. Внутри ее имеется сильно уплощенная ось колоска, в основании которой сидит женский цветок, а на верхушке расположено несколько мужских

(рис. 167). У некоторых видов ось не несет мужских цветков; последние образуют в том же соцветии мужские колоски.

Следующий род подсемейства осоковых — унциния — состоит из 40—50 видов, распространенных преимущественно в южном полушарии (кроме Африки). Большинство видов (32) произрастает в Новой Зеландии. К северу от экватора унциния встречается в Юго-Восточной Азии (остров Калимантан, Филиппины), на Гавайских островах, в Центральной и Южной Америке и Вест-Индии. Виды этого рода растут от уровня моря до альпийского пояса, на болотистых лугах, болотах, в сырых лесах и кустарниках, где они часто образуют заросли. Виды унцинии — многолетние, обычно плотнодерновинные травы с прикорневыми линейными листьями. Соцветие — верхушечный колос, несущий в верхней части мужские цветки, а в нижней — заключающие женские цветки мешочки, из которых выступает крючковидно загнутая на верхушке колосковая ось. Крючковидная верхушка оси представляет собой жесткую завернутую кроющую чешую, в пазухе которой, как показали анатомические исследования, имеется недоразвитая почка. Тычинок 3. Столбик с 3 рыльцевидными ветвями. Плод трехгранный, заключенный в мешочек. Крючковидно загнутой осью мешочки прицепляются к шерсти или перьям животных и таким образом распространяются.

Род кобрезия включает около 40 видов, распространенных главным образом в высокогорьях умеренного и отчасти субтропического и тропического поясов северного полушария, но преимущественно в Азии; немногие виды проникают в Арктику. Кобрезии — характерные растения высокогорий с малым количеством осадков. Они растут по берегам рек и озер, сырым и болотистым, часто солонцеватым лугам, лугово-степным и каменистым склонам. Виды этого рода часто образуют кобрезиевые луга (так называемые кобрезники или пустоши). Кобрезии — многолетние плотнодерновинные травы с прикорневыми листьями, имеющими плоские или щетиновидные пластинки. Соцветие колосовидное или реже метельчатое, состоит из мелких 2—7-цветковых обоеполых колосков, самые верхние из которых иногда мужские. Чешуя, окружающая колосок, имеет обычно несросшиеся или, редко, до половины или почти до верхушки сросшиеся края. Колоски (ось их сильно укорочена, почти не выражена) состоят из одного женского цветка и 1—6 расположенных кнаружи от него мужских. Последние состоят из 3 тычинок, сидящих в пазухе кроющей чешуи. Столбик с 3, редко 2 рыльцевыми ветвями. Плод обычно трехгранный. Размножаются кобрезии семенами и только одна из них — *кобрезия мощная* (K. robusta) — также и вегетативно, посредством ползучего корневища. Плоды распространяют травоядные млекопитающие. *Кобрезия волосовидная* (K. capilliformis), занимающая обширные площади на Тянь-Шане и Памиро-Алае, а также ряд других видов — ценные пастбищные растения.

Род *осока* (Carex) насчитывает около 1500 (по другим данным до 2000—2500) видов и принадлежит к числу относительно немногих наиболее крупных родов покрытосеменных растений. Виды осоки широко распространены по всему земному шару, но преимущественно в умеренных и холодных его областях, где играют важную роль в сложении растительного покрова не только сырых и болотистых, но и сухих местообитаний. По степени участия в растительном покрове Советского Союза, где встречается около 400 видов осок, они уступают только злакам и сложноцветным. Многие виды этого рода являются эдификаторами разных растительных сообществ, включая степные и даже полупустынные и пустынные. Осоки растут почти везде, встречаясь от уровня моря до высокогорий. Больше всего видов обитает по болотам, болотистым и сырым лугам, берегам водоемов (например, *осока бутыльчатая* — C. rostrata, *осока пузырчатая* — C. vesicaria, *осока лисья* — C. vulpina, рис. 174, *осока двудомная* — C. dioica, рис. 174). Другие осоки встречаются в лесах разных типов, в том числе и в тропических дождевых. Часть видов произрастает по сухим лугам, степям, сухим склонам (*осока низкая* — C. humilis, *осока ранняя* — C. praecox, *осока приземистая* — C. supina и др.). *Осока толстостолбиковая* (C. pachystylis) — характерное растение глинистых полупустынь, а *осока вздутая* (C. physodes) — песчаных пустынь. Последний вид имеет необычайно оригинальный облик благодаря сильно пузыревидно вздутым при плодах, красновато-ржавым, очень крупным (длиной до 2 см) мешочкам (рис. 174). Довольно многие виды обитают по морским побережьям, песчаным дюнам, приморским лугам, галечникам, скалам. Большинство видов в умеренном поясе растет на равнинах, но некоторые осоки являются типичными обитателями субальпийских и альпийских лугов. В тропиках, в частности в Малезийской флористической области, где произрастает 66 видов осок, последние обитают в основном в горах, и лишь около 10 видов растет от уровня моря до 500 м над уровнем моря.

Осоки — это многолетние однодомные, очень редко двудомные травы с ползучим или укороченным корневищем, образующие дерновины или иногда кочки. Листья обычно все прикор-

невые, значительно реже имеются также и стеблевые листья, отходящие от узлов, расположенных почти по всему стеблю; пластинка листьев обычно линейная, редко ланцетная (например, у *осоки ржавопятнистой* — C. siderosticta, рис. 175), а иногда суженная в черешок. Цветки однополые, в колосках, образующих колосовидное, метельчатое, кистевидное или головчатое соцветие; иногда соцветие одноколосковое. Колоски состоят целиком из мужских или женских цветков или бывают смешанными, двух типов: андрогинные — с мужскими цветками в верхней части колоска и женскими — в нижней, гинекандрические — с женскими цветками наверху, с мужскими внизу. Женские цветки заключены в увеличивающийся при плодах мешочек, суженный на верхушке в носик, из которого выставляется часть столбика и рыльцевые ветви. Выше уже говорилось, что женские цветки осок, заключенные в мешочки, являются редуцированными, одноцветковыми колосками. Поэтому собрание мешочков, сидящих на одной оси, является сложным колосом. Собрания же мужских цветков представляют собой простые колосья. Тем не менее и сложные и простые колосья осок для удобства принято называть просто колосками. Признаки мешочков чрезвычайно разнообразны и имеют очень большое значение для систематики осок. Многочисленные виды этого рода различаются главным образом по мешочкам. Мешочки являются органом, несомненно имеющим важное биологическое значение. Возможно, именно благодаря возникновению мешочка, род осока стал самым многочисленным и широко распространенным из всех родов семейства. Мешочки защищают завязь и развивающийся плод от воздействия неблагоприятных условий, а у многих видов они являются также приспособлением к распространению плодов. Столбик у осок с 2—3 обычно длинными рыльцевыми ветвями. Плоды трехгранные или слабодвояковыпуклые.

Многие осоки цветут рано весной. Виды этого рода являются анемофильными растениями, но у некоторых из них, по-видимому, имеет место и энтомофилия. Так, известно, что два из наиболее рано цветущих видов — *осоку верещатниковую* (C. ericetorum) и *осоку гвоздичную* (C. caryophyllea) — регулярно посещают медоносные пчелы для сбора пыльцы, очевидно осуществляя при этом и перекрестное опыление. Сведений о биологии цветения осок почти нет. Их цветки считают протогиничными. Но, как показали специальные наблюдения за цветением *осоки волосистой* (C. pilosa), морфологическая протогиния может не совпадать с физиологической (Л. Антонова, 1976). У этого вида появление вполне развитых рылец пред-

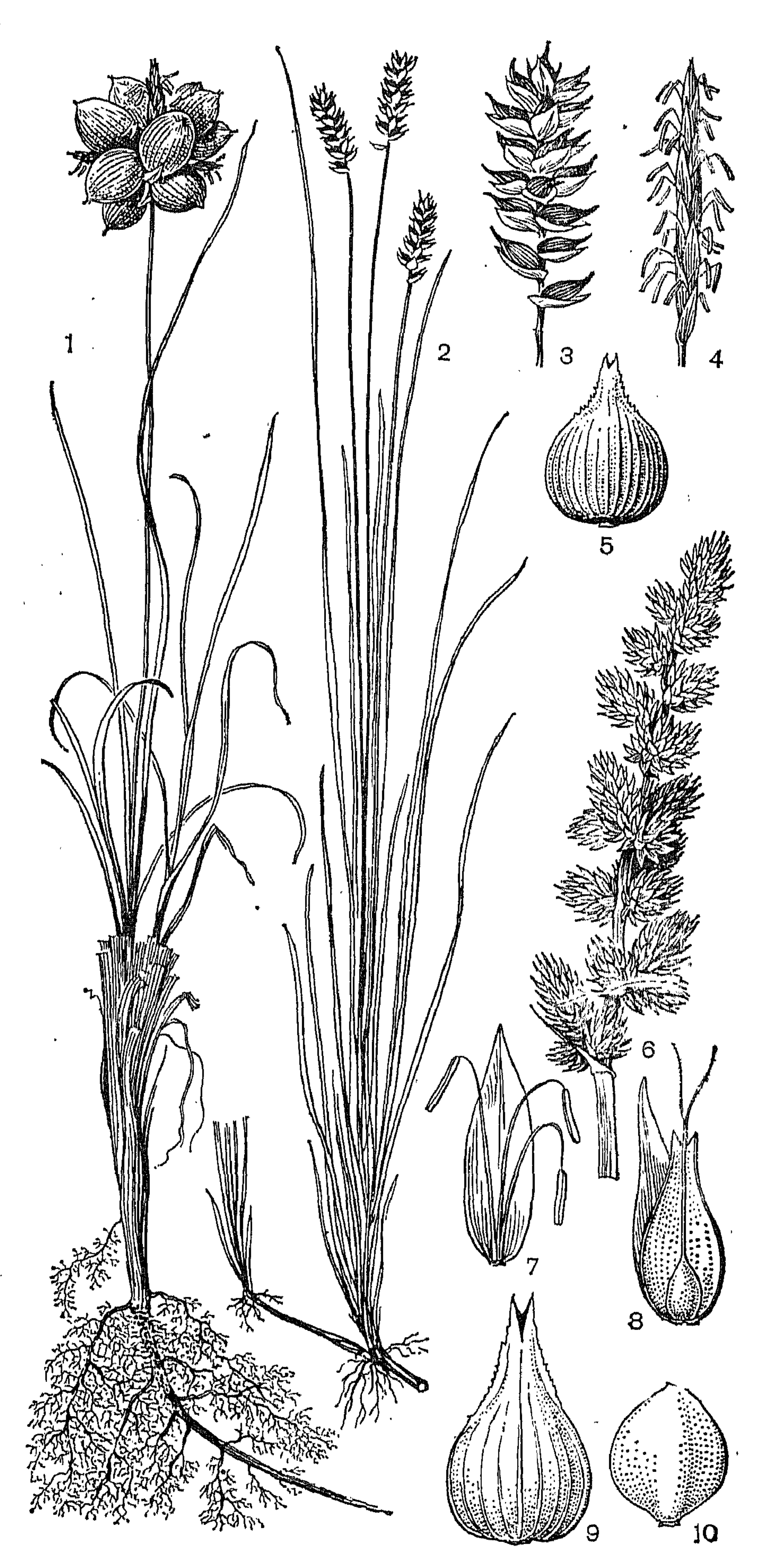


Рис. 174. Виды осок.

Осока вздутая (Carex physodes): *1* — общий вид растения в стадии плодоношения (в соцветии видны сильно вздувшиеся мешочки, заключающие плод). Осока двудомная (C. dioica): *2* — общий вид женской особи; *3* — женский колосок; *4* — мужской колосок; *5* — мешочек. Осока лисья (C. vulpina): *6* — соцветие в стадии плодоношения; *7* — мужской цветок, сидящий в пазухе кроющей чешуи; *8* — мешочек, сидящий в пазухе кроющей чешуи и заключающий женский цветок (мешочек дан в продольном разрезе); *9* — увеличившийся в размерах мешочек, заключающий плод; *10* — плод.

шествует раскрыванию пыльников. Однако физиологической зрелости, т. е. способности воспринимать пыльцу, рыльца достигают только ко времени вскрывания пыльников и рассеивания пыльцы. Таким образом, осока волосистая является по существу не протогиничным, а гомогамным растением. Самоопыление у него исключается, вероятно, частичной самонесовместимостью. Экспериментально установлено, что при самоопылении у этого вида образуется значительно меньше плодов, чем при перекрестном опылении. Осоки размножаются семенами, однако у видов с ползучим корневищем заметно преобладает вегетативное размножение. Распространение плодов происходит различными способами. Плоды прибрежных осок, заключенные во вздутые или губчатые у основания мешочки, распространяются водой. К анемохории хорошо приспособлены мешочки осоки вздутой. Они легко перекатываются по поверхности песка даже при слабом ветре. У многих видов мешочки распространяются эпизоохорно — в основном с грязью на лапках птиц. Мешочки некоторых осок могут прицепляться и к перьям птиц. Немалую роль имеет эндозоохорное распространение плодов при заглатывании их утками. Птицы разносят оранжево-красные, несколько мясистые мешочки тропического вида *осоки ягодной* (C. baccans, рис. 175). Мешочки некоторых лесных осок, например *осоки пальчатой* (C. digitata) и *осоки птиценожковой* (C. ornithopoda), имеющие удлиненные мясистые основания, разносят муравьи.

Среди осок немало полезных растений. Осока вздутая и осока толстостолбиковая служат в Средней Азии основным зимне-весенним кормом для овец. Хорошими пастбищными растениями являются также степные и высокогорные виды. В тундре и лесотундре осоки — ценный подножный и ранневесенний корм для северного оленя. Некоторые виды лесной зоны до цветения поедает скот на пастбище, реже их используют на сено и силос. Многие осоки — основные торфообразователи на низинных и переходных болотах. Длиннокорневищные виды, например *осока песчаная* (C. arenaria) и осока вздутая, являются закрепителями песков. Некоторые виды используют как лекарственные и декоративные растения.

Осоковые имеют большое значение в природе. Это основные растения болот, которые широко распространены по земному шару и играют очень важную роль в биосфере как аккумуляторы пресной воды. Кроме того, болота и берега водоемов с зарослями осоковых служат местами обитания, убежищами и кормовыми угодьями для многих птиц и зверей.



Рис. 175. Виды осок.

Осока пузырчатая (Carex vesicaria): *1* — нижняя часть растения и соцветие (верхние колоски — мужские, нижние женские); *2* — мешочек с выступающими из него рыльцевыми ветвями. Осока ягодная (C. baccans): *3* — соцветие (каждый колосок несет в верхней части мужские цветки, а в нижней — заключенные в мешочек женские цветки). Осока ржавопятнистая (C. siderosticta): *4* — общий вид растения с цветоносными (слева) и вегетативным (справа) побегами; *5* — мешочек.

ПОРЯДОК КОММЕЛИНОВЫЕ (COMMELINALES)

СЕМЕЙСТВО РАПАТЕЕВЫЕ (RAPATEACEAE)

Относительно небольшое семейство рапатеевых насчитывает 16 родов и около 100 видов, распространенных главным образом в тропической Южной Америке. Наиболее полно и разнообразно оно представлено на Гвианском нагорье, где сосредоточена бóльшая часть видов. Лишь представители 2 родов встречаются за его пределами: род *эпидриос* (Epidryos) распространен в тропиках Южной и Центральной Америки, и монотипный род *машалоцефалус* (Maschalocephalus) — в тропической Западной Африке, на территории Либерии и Сьерра-Леоне.

Рапатеевые — часто очень высокие (до 3 м), многолетние, похожие на осоковые травы с коротким, довольно мясистым корневищем и двурядными приземными листьями. Листья узкие, от линейных до мечевидных, со слабо выраженными параллельными жилками. Пластинка листа, как правило, повернута на 90° от хорошо развитого, открытого и сложенного, как правило, вдоль средней жилки влагалища и соединена с ним с помощью черешка (рис. 176). В основании листьев нередко скапливается желатин. Устьица разных типов. Сосуды обычно имеются во всех вегетативных органах, у большинства они с лестничной и лишь иногда с простой перфорацией. Цветки обоеполые, актиноморфные, собраны в верхушечные головчатые или однобококолосковые соцветия, поднятые на цветоносах. Лишь у рода машалоцефалус цветонос короткий и соцветие почти полностью скрыто в пазухе приземных листьев или слегка выдается из нее наружу. Рапатеевые замечательны наличием у них обертки разнообразной формы из 1—2 или многих кроющих листьев (прицветников), окружающих соцветие. Редко ее нет совсем, как у эпифитного рода эпидриос, или она сохранилась в виде остаточных, узких, пленчатых чешуек, как у многих видов *стеголеписа* (Stegolepis). У большинства рапатеевых она состоит из 2 расположенных друг против друга, очень крупных или небольших по размеру, кроющих листьев, свободных, как у видов рода *рапатея* (Rapatea), или полностью сросшихся краями, как у видов рода *саксофридериция* (Saxofridericia). У представителей рода *спатантус* (Spathanthus), обертка которого состоит из одного крупного кроющего листа, соцветие удивительно похоже на соцветие аронниковых. Каждый цветок снабжен многочисленными черепитчатыми, маленькими или более крупными и тогда полностью закрывающими цветок, иногда ярко окрашенными прицветничками. Трехчленный околоцветник состоит из четко различимых чашечки и венчика. Твердые, прозрачно-пленчатые, черепитчатые чашелистики свободны или у основания более или менее срастаются в короткую трубку с широко отогнутыми овальными лопастями. Тычинок 6, расположенных в 2 круга, как правило, более коротких, чем лепестки, и становящихся видными, только когда те увянут. Лишь у машалоцефалуса тычинки длиннее венчика и торчат наружу из цветка. Нити очень короткие, у основания сросшиеся друг с другом или свободные и приросшие к трубке венчика. Пыльники крупные, прикрепляются к нитям основаниями. При созревании пыльники открываются 1—2 или 4 верхушечными порами или короткой, верхушечной щелью (рис. 176). Гинецей синкарпный, с длинным столбиком, заканчивающимся маленьким рыльцем. Завязь верхняя, 3-гнездная, с 1—2 или несколькими анатропными семязачатками в каждом гнезде. Плод — локулицидная коробочка. Семена с маленьким линзовидным зародышем, расположенным близ рубчика и с обильным мучнистым эндоспермом. Часто они с верхушечным выростом (рис. 176). Оболочка семени с продолговатыми бороздками или покрыта маленькими колючками. Характерной особенностью рапатеевых является их способность накапливать алюминий. В отличие от коммелиновых у них нет кристаллов оксалата кальция.

Рапатеевые составляют важный элемент растительного покрова Гвианского нагорья. Заросли этих высоких и часто довольно мощных трав придают характерный облик его массивам. Большинство рапатеевых приурочено к более или менее влажным местообитаниям. Они растут на горных хребтах, поднимаясь до высоты 1700—2000 м над уровнем моря. Здесь они часто встречаются среди кустарниковых зарослей, в разного рода редколесьях и саваннах, по берегам рек и водных потоков, в периодически затопляемых бамбуковых и пальмовых рощах, на болотах и топях в дождевых низинных лесах. Интересной жизненной формой рапатеевых тропического леса являются эпифитные травы из рода эпидриос. Эти растения с крупными, мясистыми корневищами и слабыми, нитевидными, пониклыми цветоносами селятся в кронах высоких деревьев. Все 3 вида узкоэндемичны, и ареалы их не пересекаются друг с другом. *Эпидриос Аллена* (Epidryos allenii), внешне напоминающий ирис, найден в тропических лесах холмистой части Панамы, расположенных на высоте 1000 м над уровнем моря, где он вместе с орхидными и папоротниками растет в кронах высоких, десятиметровых, деревьев. *Эпидриос*

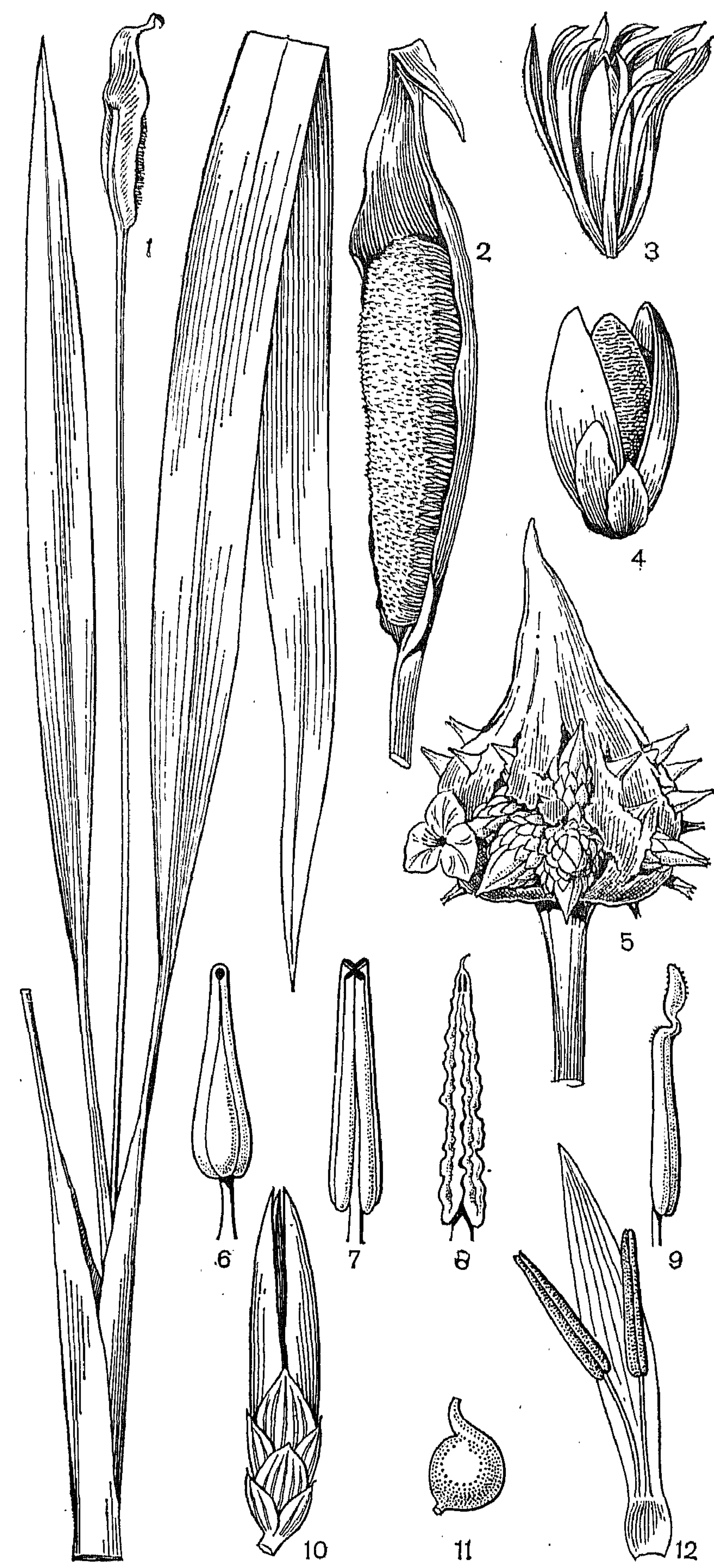


Рис. 176. Рапатеевые.

Спатантус односторонний (Spathanthus unilateralis): *1* — общий вид; *2* — соцветие с одним кроющим листом; *3* — бутон, окруженный прицветничками; *4* — раскрытый плод. Саксофридериция большая (Saxofridericia grandis): *5* — соцветие. Виндзорина гвианская (Windsorina guianensis): *6* — тычинка. Схеноцефалиум клобучковый (Schoenocephalium cucullatum): *7* — тычинка. Саксофридериция губчатая (Saxofridericia spongiosa): *8* — тычинка. Рапатея длинноножковая (Rapatea longipes): *9* — тычинка. Схеноцефалиум Мартиуса (Schoenocephalium martianum): *10* — цветок с прицветничками. Спатантус односторонний: *11* — семя с верхушечным выростом. Схеноцефалиум Мартиуса (Schoenocephalium martianum): *12* — лепесток с двумя приросшими к нему тычинками.

мелкопыльниковый (E. micrantherus) известен только из занимающих более низкие высоты (около 70 м над уровнем моря) дождевых, с большим количеством осадков, тропических лесов Колумбии. Третий вид этого рода — *эпидриос гайанский* (E. guayanensis) — был обнаружен в лесах Гайаны совсем недавно, в 1960 г. Несколько позднее он был найден также в соседней Венесуэле, где эти растения образуют довольно большие группы, свисающие с деревьев, растущих по берегам рек и потоков.

Рапатеевые — энтомофильные растения. Цветки их лишены нектара и привлекают насекомых ярко окрашенными лепестками, а нередко и яркими прицветничками и кроющими листьями обертки. Растущая довольно большими группами на заболоченных почвах у водоемов или в низменных лесах *рапатея перепончатая* (Rapatea membranacea) с небольшими ярко-желтыми цветками посещается маленькими пчелами. У многих рапатеевых цветение не зависит от времени года. Так, например, в популяциях машалоцефалуса цветущие растения можно найти круглый год. Цветки рапатеевых эфемерны: едва распустившись, они увядают. Лепестки темнеют и скручиваются, открывая тычинки с крупными, пустыми, красновато-коричневыми пыльниками. С эфемерностью цветков, вероятно, связано почти полное отсутствие их в гербарии. Редко цветущие растения удается наблюдать и в природе. Так, Г. Глисон (1923) среди десятков и даже сотен растений *спатантуса одностороннего* (Spathanthus unilateralis) и *рапатеи болотной* (Rapatea paludosa, рис. 177), растущих в Гвиане, нашел только один экземпляр с распустившимися цветками. Для некоторых рапатеевых, вероятно, характерна клейстогамия. Так, у представителей рода *схеноцефалиум* (Schoenocephalium) маленькие, почти полностью закрытые прицветничками цветки не открываются совсем. Не открываются чашелистики и у некоторых видов рода стеголепис.

Распространяются рапатеевые семенами и вегетативно с помощью корневых отпрысков. Многочисленные дерновинки *фелпсиеллы стебелекрылой* (Phelpsiella pterocaulis) — невысокой травы с желтыми цветками, найденной только на открытых вершинах гор в Венесуэле, распространились, вероятно, таким образом. В отраженном свете листья ее приобретают голубоватый оттенок, что характерно и для других рапатеевых. У некоторых представителей этого семейства наблюдается образование луковичек, как, например, в соцветии *стеголеписа живородящего* (Stegolepis vivipara). Семена у него, как правило, не развиваются, и растение распространяется с помощью многочисленных лукови-

чек, опадающих на землю и прорастающих рядом с материнским растением.

Американский ботаник В. Магуайр (1958), основываясь прежде всего на числе семязачатков, способе прикрепления их к плаценте и форме семени, разделил все семейство на два подсемейства: *саксофридерициевые* (Saxofridericioideae) и *рапатеевые* (Rapateoideae). Позднее эта система была в основном подтверждена анатомическими и палинологическими исследованиями Ш. Карлквиста (1961, 1966). В подсемействе саксофридерициевых В. Магуайр выделяет 2 трибы: *саксофридерициевые* (Saxofridericieae) и *схеноцефаловые* (Schoenocephalieae).

Первая триба объединяет растения с желтыми, обратнояйцевидными или обратносердцевидными лепестками, заметно выступающими из цветка. К роду саксофридериция относятся 9 видов, представленных часто довольно мощными, высотой до 3 м, многолетними травами. Их единственное соцветие, как правило, полностью закрыто двумя сросшимися краями кроющими листьями, имеет форму луковицы. Развивающиеся бутоны прорывают обертку, вынося раскрывающиеся цветки наружу. Лишь у *саксофридериции королевской* (Saxofridericia regalis) кроющие листья многочисленные, небольшие, наружные длиной до 5 см, пленчатые. Лепестки у саксофридериций ноготковые и срастаются в пленчатую, хорошо различимую трубку только во время цветения. Представители этого рода приурочены к двум различным местообитаниям. Часть из них, относимая к подроду *эвсаксофридериция* (Eusaxofridericia), ограничена горными районами Гвианского нагорья, где они растут на поросших кустарниками и лесами склонах на высоте 1200—2000 м над уровнем моря. Лишь *саксофридериция губчатая* (Saxofridericia spongiosa) спускается до высоты 120—200 м над уровнем моря. Эти высокие травы с красивыми, длиной до 3,5 м листьями и крупными ярко-желтыми соцветиями придают характерный облик открытым гранитным откосам. Представители подрода *акротека* (Acrotheca) встречаются на более низких высотах, где растут на болотах и топях в периодически затопляемых тропических дождевых лесах. К трибе саксофридерициевых относится и самый многочисленный род семейства — стеголепис, насчитывающий 23 вида. Это растения болотистых местообитаний и влажных склонов, встречаются обычно на высоте 1500—2000 м над уровнем моря на песчаниках Гвианского плоскогорья. Более редки они в открытых лесистых местностях. Большинство стеголеписов — наземные растения, но есть среди них и эпифиты. Так, например, *стеголепис Штейермарка* (S. steyermarkii) или растет на земле,

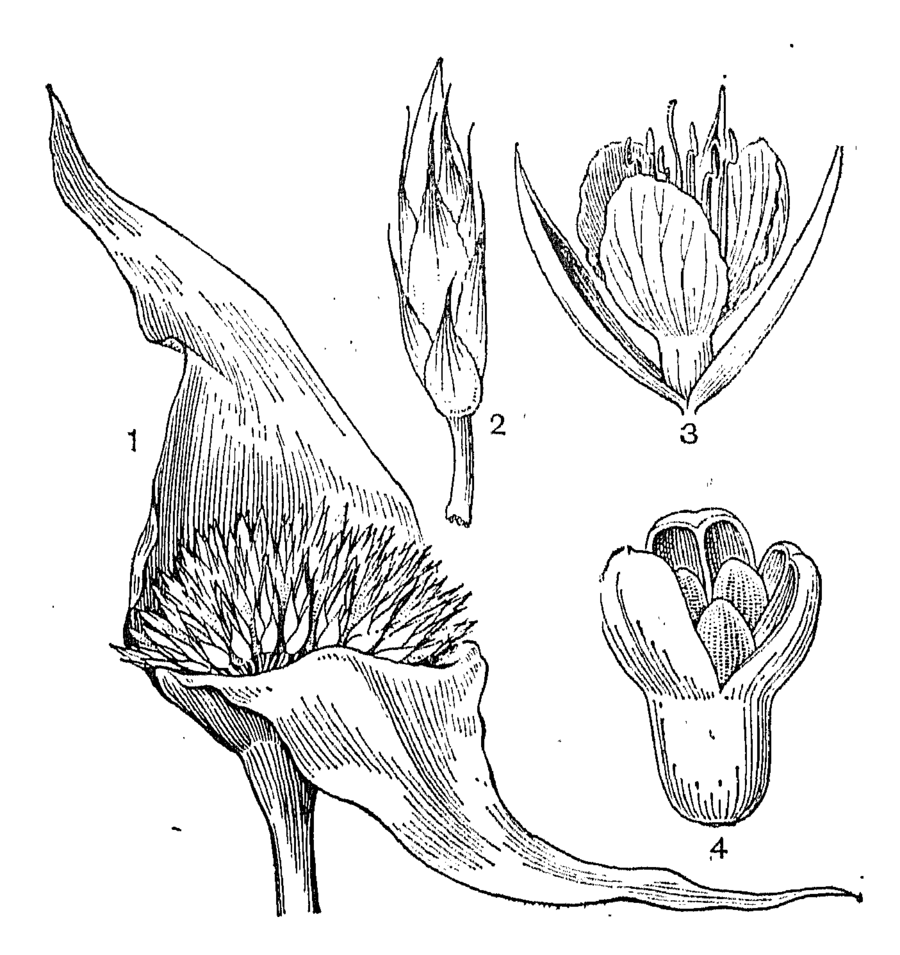


Рис. 177. Рапатея болотная (Rapatea palludosa):
1 — соцветие; *2* — цветок с прицветничками; *3* — цветок; *4* — раскрытый плод.

или селится на нижней части стволов крупных тропических деревьев. К этому роду, несомненно, близок полностью эпифитный род эпидриос.

К трибе схеноцефаловых отнесены растения с ярко-красными или красноватыми, заключенными в чашечку лепестками. Лишь у монотипного рода *кунгардтия* (Kunhardtia) они выступают наружу. Это растение обычно для открытых, поросших кустарником горных террас и саванн, расположенных на высоте 1500—2000 м над уровнем моря. Кунгардтия отличается от остальных членов трибы формой соцветия, вытянутыми лопастями венчика и числом гнезд пыльников. Род схеноцефалиум представлен довольно большими (высотой до 1,5 м и более) травами с красивыми, крупными, ярко окрашенными соцветиями. Растут они на каменистых и песчаных почвах, где доминируют среди остальной растительности. Встречаются схеноцефалиумы нередко и в живописных расщелинах скал и на болотах в долинах рек Ориноко и Риу-Негру.

К подсемейству рапатеевых отнесены растения с одним семязачатком в каждом гнезде завязи и продолговатыми овальными семенами. В трибу *рапатеевых* (Rapateae) объединены растения с крупными, значительно превышающими соцветие, кроющими листьями и продолговато-бороздчатыми семенами с верхушечным

сосочко-колпачковым выростом или без него. Второй по объему род семейства — рапатея — насчитывает почти два десятка видов и имеет самый большой ареал. Эти многолетние травы, внешне напоминающие некоторые осоковые, распространены в Колумбии и Венесуэле и далее на юг — в Перу и Бразилии. Растут рапатеи в болотистых и топких низинах среди дождевых лесов, обычно на небольших высотах — до 700 м над уровнем моря.

Последнее место в системе В. Магуайра занимает триба *монотремовых* (Monotremeae), наиболее специализированная по ряду анатомических и морфологических признаков. Кроющие листья у растений этой трибы, как правило, более или менее равны или короче соцветия. На примере этой трибы можно проследить эволюцию сосудов в семействе рапатеевых.

Для монотремовых характерно наличие в узких сосудах корней еще лестничной перфорации, а в широких сосудах корней, так же как и в сосудах стеблей, уже только простой перфорации.

К этой трибе принадлежит единственный представитель рапатеевых Африканского континента — род машалоцефалус. Его виды — характерные элементы флоры большей части прибрежной полосы Либерии и растут везде, где находят подходящие для себя условия. Это растение с длинными корнями часто встречается на болотах, во влажных саванновых лесах, затопляемых в период дождей. Более редко он встречается только в отдаленных от моря районах.

Хотя это растение обильно представлено в Либерии, хозяйственная деятельность человека, направленная на осушение болот и изменяющая экологические условия, наносит ему заметный ущерб, вызывая гибель нередко целых популяций. Найден машалоцефалус и в Сьерра-Леоне, где известно пока только одно его местонахождение.

Практическое значение рапатеевых невелико, хотя многие из них весьма декоративны и привлекают внимание ярко окрашенными (желтыми, красными, пурпурными) соцветиями и сочной зеленью листьев. Особенно хороши виды рода схеноцефалиума с нежно-розовыми снизу и белоснежными в верхней части, становящимися пурпурными во время цветения прицветничками.

В Колумбии эти довольно редкие растения являются предметом выгодной торговли. На рынках Боготы их продают под названием «маленькие звезды с юга». Причудливо окрашенные в красные тона, соцветия некоторых рапатеевых сходны с оперением попугаев ара.

СЕМЕЙСТВО КСИРИСОВЫЕ (XYRIDACEAE)

Семейство ксирисовых, представленное 4 родами и 270 видами, распространено в тропических и субтропических областях Америки, Африки, Южной и Юго-Восточной Азии, Новой Каледонии, Австралии и Тасмании.

Ксирисовые — невысокие, большей частью многолетние, редко однолетние, внешне похожие на ситниковые травы с волокнистыми, как правило, корнями и приземными двурядными или собранными в розетку листьями. Есть среди них и растения с короткими, утолщенными, иногда ползучими корневищами или луковицами, как, например, у североамериканского *ксириса скрученного* (Xyris torta). Узкие линейные или нитевидные листья в нижней части переходят во влагалище, вход в которое иногда бывает прикрыт небольшим язычком. Устьица парацитные (ксирис) или аномоцитные (*абольбода* — Abolboda). Сосуды имеются во всех вегетативных органах: в корнях, стеблях и листьях. Все они с простой перфорацией, что говорит об определенной эволюционной продвинутости этого семейства.

Ксирисовые — растения главным образом болотистых местообитаний. Обычны они на песчаных кислых и засоленных почвах, на выходах горных пород, где нередко образуют довольно плотные заросли вместе с осоками, росянками, эриокаулонами и ситниками. Растут они и на сфагновых болотах, на торфяниках, вдоль потоков, канав, по берегам рек и озер. Большинство из них растения низин, реже их можно встретить на заболоченных участках в горах, где они могут расти на высоте до 3000 м над уровнем моря.

Обоеполые, 3-членные, актиноморфные или слегка зигоморфные цветки ксирисовых собраны в верхушечные шарообразные или цилиндрические головки, высоко поднятые над землей на цветоносах (рис. 178, *2*). Цветоносы цилиндрические или сжатые по бокам, иногда крылатые или ребристые, гладкие или покрытые многочисленными сосочками. Каждый отдельный цветок сидит в пазухе небольшого кожистого или жесткого прицветника слегка вогнутой формы. Прицветники располагаются по спирали, черепитчато налегая друг на друга. Нижние нередко стерильны и формируют обертку соцветия. Чашелистики пленчатые, их, как правило, 3, редко только 2, как у большинства представителей южноамериканского рода абольбода. Два наружных боковых чашелистика лодочковидные, с килем посередине, обычно неопадающие, а третий, внутренний, образует капюшон над венчиком и позднее, по мере развития лепестков, выталкивается ими наружу и опадает. Венчик из 3 желтых, реже голубых

или белых лепестков. Лепестки ноготковые, срастаются в короткую или длинную трубку с тремя, как правило, равными и широко отогнутыми лопастями. Зигоморфный венчик характерен только для представителей южноамериканского рода *оректанта* (Orectanthe). Тычинок 3, приросших к лепесткам, нити их короткие, пыльники раскрываются продольными щелями (рис. 178, *4*). У ксирисов фертильные тычинки чередуются с тремя кисточковидными, часто раздвоенными стаминодиями (рис. 178, *5*). Нет стаминодиев у монотипного венесуэльского рода *ахлифила* (Achlyphila) и у оректанты. Среди абольбод встречаются виды как с простыми нитевидными стаминодиями, так и без них. Гинецей паракарпный или у основания 3-гнездный, со столбиком, заканчивающимся простым или 3-лопастным рыльцем (рис. 178, *6*). У абольбоды и оректанты столбик с придатком в середине или у основания (рис. 178, *7*). Завязь верхняя, 1-гнездная или у основания неясно 3-гнездная, редко явно 3-гнездная, со свободной центральной плацентой (неотропическая секция *нематопус* — Nematopus рода ксирис). Семязачатков несколько или много, редко 1, ортотропных (ксирис) или слегка кампилотропных или анатропных.

Плод — локулицидная коробочка, открывающаяся тремя створками и иногда завернутая в остающийся при плодах венчик. Семена мелкие, продолговато-веретеновидные или шарообразные, с обильным мучнистым или мясистым эндоспермом и маленьким верхушечным зародышем. Оболочка семени обычно с продолговатыми бороздками, реже без них и тогда семена сильно сжатые и ширококрылатые, как у представителей рода оректанта. Созревшие коробочки, растрескиваясь, высыпают многочисленные легкие семена, которые распространяются при помощи ветра и воды. Цветки ксирисовых недолговечны: раскрываясь ранним утром, они вскоре уже опадают.

Семейство ксирисовых довольно неоднородно по составу. Два южноамериканских рода — абольбода и оректанта — некоторыми ботаниками выделяются в самостоятельное семейство *абольбодовые* (Abolbodaceae). Эти роды отличаются, как правило, спиральным расположением листьев, более удаленными прицветниками, равными по размеру чашелистиками, сросшимися голубыми или белыми лепестками, безапертурной оболочкой пыльцевых зерен, столбиком с простым рыльцем и придатком в середине или у основания, отсутствием стаминодиев, 3-гнездной завязью с пазушными плацентами, анатропными семязачатками и сжатыми или призматическими семенами с большим согнутым зародышем.

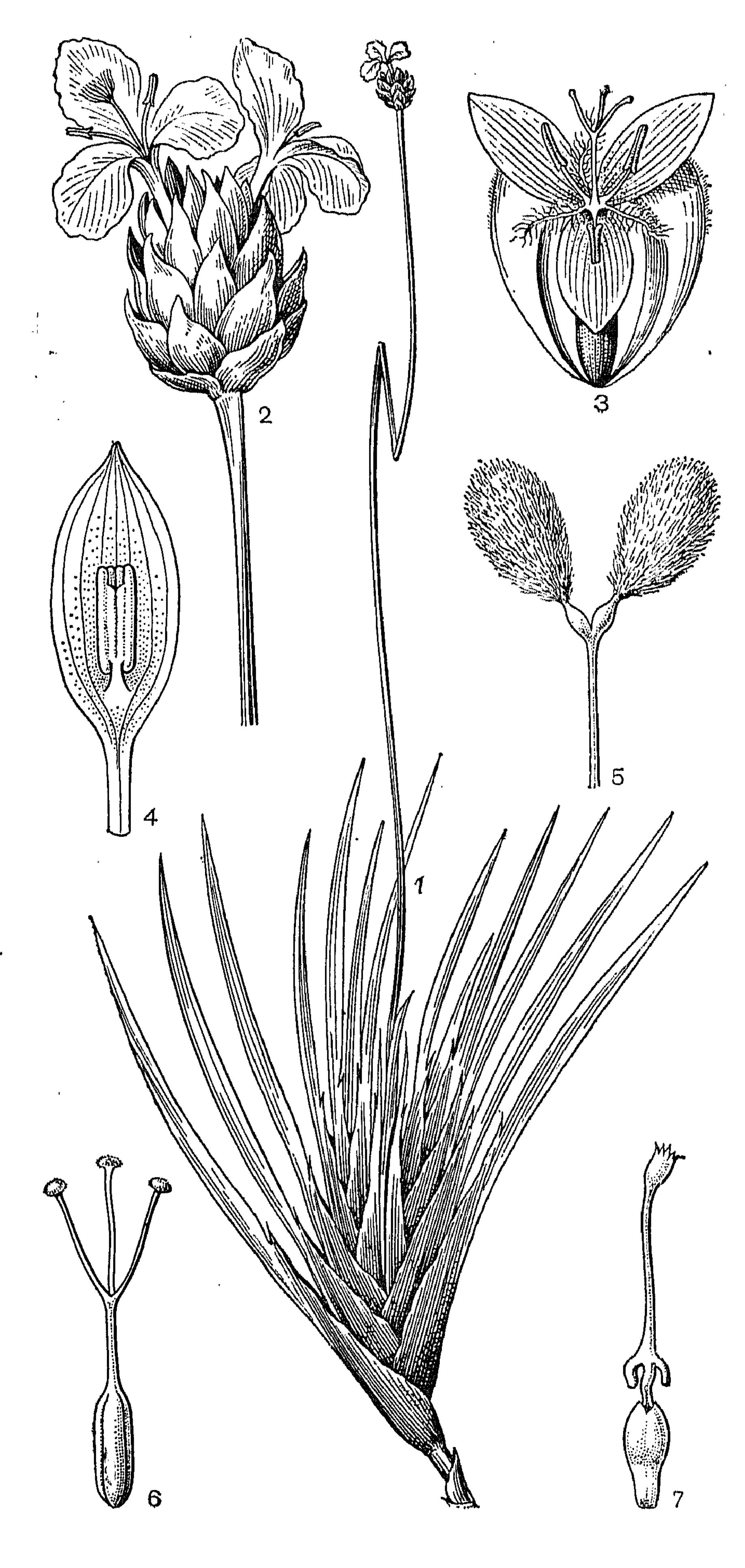


Рис. 178. Ксирисовые.

Ксирис витсеноидный (Xyris witsenioides): *1* — общий вид. Абольбода поаршон (Abolboda poarchon); *2* — соцветие. Ксирис изорванный (Xyris lacerata): *3* — цветок с двумя боковыми чашелистиками (третий, внутренний лепесток удален). Ксирис ресничатолистный (X. blepharophylla): *4* — лепесток с приросшей к нему тычинкой; *5* — стаминодий; *6* — гинецей. Абольбода Пеппига (A. poeppigii): *7* — гинецей с придатком.

Самый многочисленный род семейства *ксирис* (Xyris) насчитывает более 250 видов, широко представленных в субтропических и тропических областях всего земного шара. Некоторые из них, как, например, *ксирис капский* (X. capensis) и *ксирис индийский* (X. indica), распространены от Юго-Восточной Азии до Австралии, но большинство имеют довольно ограниченный ареал. Как правило, это растения низин, растущие по краям мелких болот и топей. Только очень немногие, как, например, *ксирис веерообразный* (X. flabellata), *ксирис большой* (X. grandis) и *ксирис горолюбивый* (X. oreophila), поднимаются достаточно высоко в горы, достигая 3000 м над уровнем моря. Одиночные виды, например ксирис индийский, который имеет, вероятно, антропогенное распространение, обычны на заброшенных рисовых полях. Вместе с *ксирисом немногоцветковым* (X. pauciflora) они растут также в сухих листопадных лесах на высоте 50—100 м над уровнем моря. В Колумбии *ксирис каролинский* (X. caroliniana) растет среди сфагновых болот и в заболоченных магнолиевых лесах. В Таиланде ксирисы можно найти в болотистых осоковых лугах и на пастбищах, по берегам рек и небольших потоков, вдоль влажных тропинок и в открытых травянистых сосновых лесах на высоте 700—1500 м над уровнем моря. Нередки они и среди мхов на открытых песчаных плато. В Либерии ксирисы обычны как в прибрежной полосе, так и в удаленных от океана районах, где они часто встречаются на выходах горных пород. Обычны они и вдоль потоков и на засоленных почвах низин. *Ксирис обманчивый* (X. decipiens) образует на открытых заболоченных участках саванн характерные ассоциации вместе с мезантемумом укореняющимся (Mesanthemum radicans).

Род ксирис делится на 3 основные секции. К самой маленькой по объему секции *поматоксирис* (Pomatoxyris), насчитывающей, вероятно не более 20 видов, отнесены австралийские растения с базальной 3-гнездной коробочкой. К пантропической, доминирующей в Северной Америке секции *ксирис* (Xyris) отнесено более 100 видов с 1-гнездной коробочкой и париетальной плацентацией. В секцию *нематопус* (Nematopus) включено большинство неотропических видов, число которых превышает полторы сотни. Это растения также с 1-гнездной коробочкой, но со свободной центральной плацентой. В 1954 г. Р. Ван Ройен описал новый вид ксириса — *ксирис черноостроконечный* (X. nigromucronata). Это растение, найденное в Австралии среди зарослей кустарников, настолько отличается от остальных известных видов, что было выделено им в особую секцию *австралоксирис* (Australoxyris). Прежде всего бросается в глаза наличие 6 лепестков с приросшими к ним 6 тычинками, ярковыраженная бахрома наверху листового влагалища, сросшиеся боковые чашелистики и столбик с простым рыльцем. Отличаются они и 3-гнездной при основании и 1-гнездной в верхней части завязью с более или менее кампилотропными семязачатками. Сросшиеся боковые чашелистики были обнаружены также у растущего в Бразилии *ксириса туповатого* (X. obtusiuscula), а 6 тычинок найдены были автором у малоазиатского *ксириса банкийского* (X. bancana).

Второй по численности род семейства *абольбода* (Abolboda) насчитывает почти 20 видов, полностью ограниченных тропической зоной Южной Америки; нет их только в Андах. Это растения с голубыми или белыми, большей частью актиноморфными цветками, с 2 чашелистиками и столбиком, снабженным 3 отогнутыми вниз небольшими выростами (рис. 178, 7) и с простыми, часто нитевидными стаминодиями или без них.

Близкий к абольбодам род *оректанта* (Orectanthe) отличается отсутствием стаминодиев, формой рыльца, сильно сжатыми крылатыми семенами и сильно вытянутыми лепестками, за форму которых он и получил свое название.

Найденная в горах на юге Венесуэлы *ахлифила* (Achlyphila) представляет собой многолетнюю траву с горизонтальными корневищами и хорошо развитыми двурядными стеблевыми листьями. Встречаются ахлифилы среди кустарниковой растительности на высоте 2000 м над уровнем моря, на юго-восточных склонах гор, почти всегда закрытых облаками.

Практического значения ксирисовые не имеют, хотя местные жители используют некоторые виды ксирисов для приготовления лекарственных препаратов.

СЕМЕЙСТВО КОММЕЛИНОВЫЕ (COMMELINACEAE)

Семейство коммелиновых насчитывает 47 родов и около 700 видов, распространенных в тропических и субтропических областях обоих полушарий. Лишь немногие из них заходят в умеренно теплые области Восточной Азии и США. В Европе коммелиновые представлены лишь несколькими одичавшими видами. Особенно богаты коммелиновыми тропики и субтропики Америки и Африки, где сосредоточено подавляющее большинство родов.

Коммелиновые — многолетние, реже однолетние травы обычно с более или менее мясистыми, узловатыми стеблями и листьями и волокнистыми, реже сильно утолщенными и клубневидными корнями. Встречаются среди них лианы и эпифиты. Почти лишены стебля представители африканского тропического рода

антерикопсис (Anthericopsis). Очередные, цельные, плоские или желобчатые с параллельным жилкованием листья коммелиновых расширены у основания в пленчатые, почти всегда замкнутые в трубку влагалища. У некоторых родов, как *баллия* (Ballya), *буфоррестия* (Buforrestia) и другие, соцветия прорывают листовое влагалище и через отверстие в нем выносят цветки наружу. Листья большинства коммелиновых опушены маленькими, 3-клеточными, железистыми волосками, различимыми обычно только под микроскопом. Густое железистое опушение наблюдается только у представителей рода *флоскопа* (Floscopa) и монотипного родезийского рода *трицерателла* (Triceratella). Устьица, как правило, с 4—6 побочными клетками и лишь у трицерателлы и американского рода *фиодина* (Phyodina) они с 2 побочными клетками. Членики сосудов обычно имеются во всех вегетативных органах. В стеблях и листьях они с простой и частично с лестничной перфорацией, а в корнях только с простой перфорацией и лишь у *картонемы* (Cartonema, рис. 179, *1*), у которой сосуды только в корнях, они бывают изредка и с лестничной перфорацией. Характерным для коммелиновых является также содержание в тканях оксалата кальция, а у некоторых видов и кремнезема. Нет оксалата кальция только у австралийского рода картонема. Цветки коммелиновых небольшие, обычно актиноморфные или более или менее зигоморфные, как правило, обоеполые, собраны в верхушечные или расположенные против листьев пазушные, в основном верхоцветные соцветия, состоящие из более или менее редуцированных одиночных или двойных завитков. Редко цветки одиночные. Встречаются также и полигамные растения, несущие обоеполые и однополые цветки на одном и том же растении или на разных особях одного и того же вида. Примером может служить индокитайский род *спатолирион* (Spatholirion). Околоцветник состоит из 3 обычно зеленых, но иногда лепестковидных и окрашенных (как у неотропического рода *дихоризандра* — Dichorisandra) и, как правило, свободных чашелистиков и такого же числа лепестков. Редко чашелистики срастаются в узкую трубку (например, у *колеотрипы* — Coleotrype, *цианотиса* — Cyanotis, рис. 179, *7*, *8* и *зебрины* — Zebrina). Лепестки ярко окрашенные, голубые, розовые, белые, реже желтые, свободные или слегка сросшиеся, иногда ноготковые (как у *коммелины* — Commelina, рис. 179, *4*), редко один из них более или менее сильно редуцирован. Замечательной особенностью лепестков многих коммелиновых является их способность при отцветании превращаться в студнеобразную массу, что очень затрудняет работу с гербарием, где цветки ком-

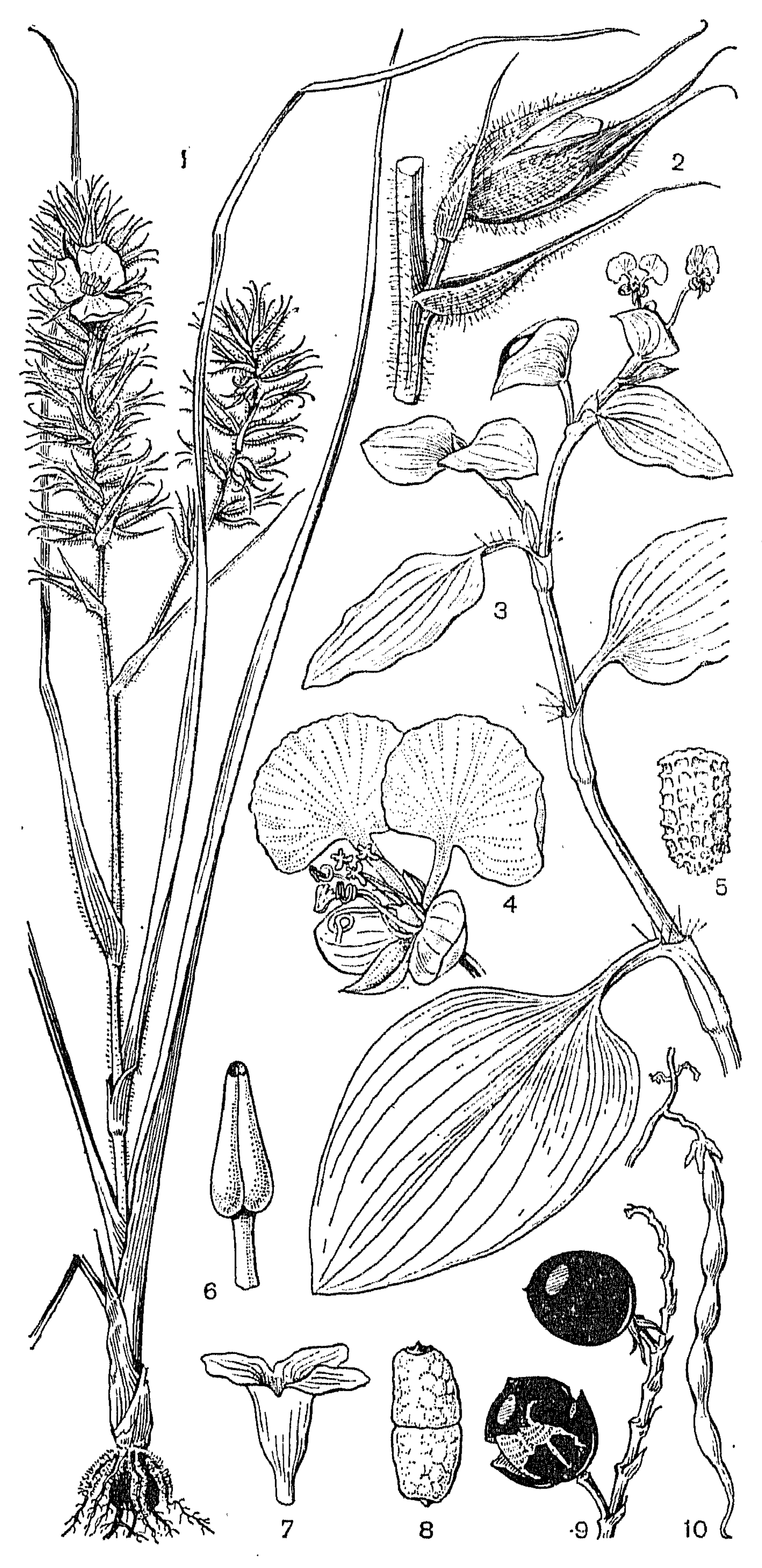


Рис. 179. Коммелиновые.

Картонема колосистая (Cartonema spicatum): *1* — общий вид; *2* — цветок. Коммелина обыкновенная (Commelina communis): *3* — верхняя часть растения с двумя цветками; *4* — цветок. Коммелина Селлова (C. sellowiana): *5* — семя с боковым эмбриотегием. Дихоризандра шеститычинковая (Dichorisandra hexandra): *6* — тычинка. Цианотис бородчатый (Cyanotis barbata): *7* — спайнолепестный венчик; *8* — семя с горизонтальным верхушечным эмбриотегием. Поллия сарсогонская (Pollia sorzogonensis): *9* — плоды. Этиолирион узколопастной (Aëthiolirion stenolobium): *10* — плод.

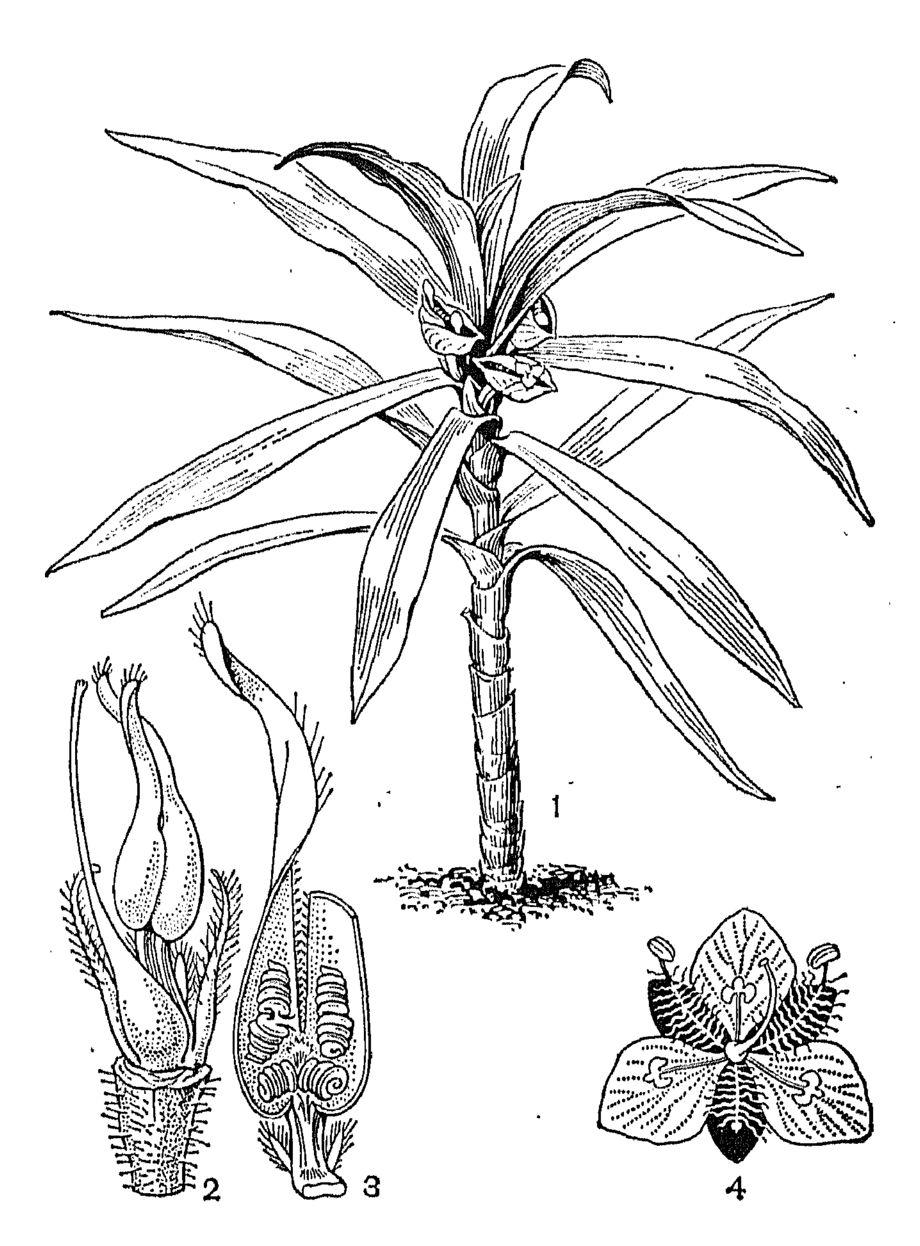


Рис. 180. Коммелиновые.

Рео разноцветное (Rhoeo discolor): *1* — общий вид. Кохлиостема ароматнейшая (Cochliostema odoratissimum): *2* — андроцей и гинецей, лепестки удалены; *3* — фертильные тычинки с улиткообразнозакрученными пыльниками; нити двух задних, срастаясь, образуют капюшонообразный вырост с двумя длинными направленными вверх концами, один из которых удален. Сзади виден стаминодий. Мурданния простая (Murdannia simplex): *4* — цветок.

мелиновых редко полностью представлены. Из 6 тычинок, расположенных в 2 кругах, нередко фертильны только 3, а остальные превращены в стаминодии или недоразвиты. Андроцей отличается удивительным разнообразием и иногда, как, например, у *мурданнии* (Murdannia, рис. 180, *4*), варьирует даже в пределах рода. Все 6 тычинок полностью развиты, например, у палеотропического рода цианотис. Редко развита лишь одна тычинка. Нити тычинок свободные или крайне редко частично сросшиеся. У некоторых растений они густо опушены длинными ярко окрашенными волосками, делающими такие цветки заметными и привлекательными для насекомых. Интересной особенностью обладают тычинки коммелиновых: цитоплазма в клетках их волосков циркулирует настолько быстро, что ее движение можно наблюдать под микроскопом. Некоторые виды, как, например, *традескантия вирджинская* (Tradescantia virginiana, табл. 44, *1*), служат для наблюдения и демонстрации этого явления для учебных целей. Самый яркий эффект достигается при исследовании только что распустившихся цветков. Пыльники при созревании раскрываются продольными щелями или реже порами, как у видов американского рода дихоризандра (рис. 179, *6*). Необычной формы, улиткообразно закрученные пыльники характерны для другого американского рода — *кохлиостемы* (Cochliostema, рис. 180, *2*, *3*). Гинецей синкарпный, со столбиком, заканчивающимся головчатым или 3-лопастным рыльцем; завязь верхняя, сидячая или слегка приподнятая на короткой ножке, обычно 3-, реже 2-гнездная. В каждом гнезде находится от одного до нескольких ортотропных, гемитропных или анатропных семязачатков. Плод обычно тонкостенная локулицидная коробочка, редко нераскрывающийся (иногда сочный). Нередко плод окружен сильно разросшимися, как у буфоррестии, или сочными, как у *кампелии* (Campelia), чашелистиками. Интересной формы, похожая на стручок крестоцветных удлиненно-линейная коробочка у индокитайского рода *этиолирион* (Aëthiolirion, рис. 179, *10*). Семена с обильным мучнистым эндоспермом и маленьким зародышем. Сверху он прикрыт очень маленькой дисковидной или конической крышечкой, так называемым эмбриотегием, отделяющимся при прорастании семени. У большинства коммелиновых он дорсального или латерального типа и только у цианотиса и *белосинапсиса* (Belosynapsis) горизонтальный, верхушечный (рис. 179, *8*). Дж. Бренан (1966) полагает, что это, вероятно, не более, чем необычное проявление дорсального эмбриотегия. Семена обычно сетчатые, колючие и ребристые, редко крылатые. У дихосандры черные семена окружены кораллово-красным ариллусом, который, по мнению О. Рохведера (1970), не настоящий ариллус, а лишь сильно разросшаяся часть семенной кожуры, верхних слоев ее наружного интегумента.

Большинство коммелиновых опыляются насекомыми. Их небольшие, но ярко окрашенные цветки в густых соцветиях хорошо заметны на расстоянии. Цветки лишены нектарников и привлекают насекомых яркими лепестками и ярко окрашенными стаминодиями, в то время как фертильные тычинки часто бывают неприметными. Являются ли стаминодии источником питания для насекомых или служат лишь для их привлечения, пока не выяснено. Основные опылители — пчелы и более редко шмели, которые садятся на пыльники или лепестки и, собирая пыльцу, невольно задевают рыльце, торчащее в центре цветка. Американский бота-

ник У. Стивенс (1948) высказал предположение о возможности самоопыления в том случае, когда перекрестное опыление почему-либо не произошло. Он считает, что быстро отцветающий и превращающийся в желеобразную массу венчик сжимает в один комок внутренние части цветка, заставляя их соприкасаться друг с другом. Однако, как показали многочисленные исследования, самоопыление у этих растений не происходит и семена не завязываются. Отцветающий венчик сжимает в комок только тычинки, а торчащее на длинном столбике рыльце оказывается снаружи. Кроме пчел и шмелей, распустившиеся цветки традесканций посещают многочисленные мухи, клопы, зеленые и черные жуки, хотя их роль в опылении пока не доказана. Замечено также, что некоторые насекомые, в частности различные жуки, нередко поедают тычинки и другие части цветка, особенно активизируясь с наступлением сухого сезона. Перекрестному опылению нередко способствует дихогамия. Примером протогиничных цветков могут служить цветки *коммелины африканской* (C. africana). Раскрываясь, они выставляют наружу только столбик; нити тычинок в это время скручены и пыльники расположены в основании цветка. Позднее, когда тычинки выпрямляются, вынося пыльники наверх, столбик сгибается, убирая рыльце с их пути. Ярко-желтые у коммелины африканской и голубые у *коммелины бенгальской* (C. benghalensis) цветки этих растений, как и у других коммелиновых, недолговечны: раскрываясь утром, они увядают уже через несколько часов. Протандричны цветки большинства традесканций.

Любопытно происходит опыление у мексиканского растения *тинантии Прингла* (Tinantia pringlei), прекрасно приспособившегося к горным известняковым осыпям. Наряду с обычными для большинства коммелиновых соцветиями, расположенными во влагалищах верхушечных листьев, оно образует цветочные побеги, как правило, с единственным маленьким цветком в нижней части растения. Открывающиеся первыми цветки верхних побегов обоеполые и самоопыляющиеся, а более поздние несут абортивные завязи и, следовательно, не образуют семян. Цветочные побеги второго типа, выходя наружу, пронзают листовые влагалища самых нижних листьев, расположенных иногда почти полностью под землей или возвышающихся над ней не более чем на 3—5 см. Эти цветки не открываются совсем (клейстогамия) или приоткрываются только частично, и плоды развиваются под землей или на ее поверхности. Лепестки подземных цветков, как правило, сильно редуцированы. Геокарпными среди коммелиновых являются также коммелина бенгальская и *коммелина Форскола* (C. forskalaei).

Семена коммелиновых распространяются главным образом различными травоядными животными, поедающими их сочные побеги. Попавшие в желудок вместе с зеленой массой, семена не претерпевают изменений и беспрепятственно выходят наружу. Снабженные двумя воздушными мешками семена коммелины африканской, вероятно, переносятся водой или ветром, а хорошо заметные на расстоянии, окруженные кораллово-красным ариллусом семена дихоризандры распространяются птицами.

В семействе коммелиновых наблюдается значительное разнообразие жизненных форм. Наряду с обычными, столь привычными в комнатной культуре ампельными видами традесканций, зебрин и коммелин встречаются и настоящие травянистые лианы. В Старом Свете они представлены тремя индокитайскими родами: *стрептолирион* (Streptolirion), спатолирион и этиолирион с довольно широкими черешковыми листьями и компактными пирамидально-метельчатыми соцветиями. К лазающим или цепляющимся лианам относится и большинство видов тропического американского рода дихоризандра. Лишен суккулентных черт напоминающий по облику тростник род трицерателла, который вообще во многом отличается от остальных коммелиновых. Многие коммелиновые произрастают во влажных низинных и горных лесах, где они обычны по берегам рек и потоков, в глубоких ущельях и на склонах холмов. Некоторые из них приспособились к жизни и в более влажных условиях. Они встречаются в заболоченных лесах и на затопляемых равнинах, на аллювиальных террасах рек и глинистых берегах прудов, на заброшенных рисовых полях и в лужах. Нередки они и на болотах, и в неглубокой воде в прибрежной части водоемов. В тропических болотах Западной Африки можно встретить маленькое изящное растеньице с желтыми цветками — *флоскопу желтоватую* (Floscopa flavida) и *флоскопу приручейную* (F. rivularis) с мелкими голубыми или розовыми цветками. Растут коммелиновые и на песчаных морских побережьях. В Мексике виды *гибасиса* (Gibasis) приурочены к известняковым холмам и открытым каменистым горным склонам, где они растут среди зарослей колючих кустарников и кактусов. Часты традесканции и в сосновых и дубовых лесах. В Эфиопии под пологом светлых акациевых лесов нередко можно обнаружить среди многочисленных травянистых лиан *коммелину огненно-реснитчатую* (C. pyrroblepharis). Растущие во влажных тропических лесах на стволах старых крупных деревьев коммелиновые развивают длинные

воздушные корни. Свисающие вниз наподобие веревок, они в нижней части покрыты многочисленными корневыми волосками, придающими им бархатистый вид. С помощью этих волосков происходит улавливание влаги из воздуха. Некоторые виды можно встретить как в сухих, так и во влажных, в затененных и на открытых солнцу местах. Так, коммелина африканская в Западной Африке растет на опушках леса, нередка она и на открытых просторах саванн, где прекрасно выживает, несмотря на ежегодные пожары. Немало коммелиновых широко расселились как сорные растения.

Английский ботаник Дж. Бренан (1966), основываясь прежде всего на типе соцветия, выделяет в семействе коммелиновые 15 триб (которые он называет, однако, «группами»). Он рассматривает завиток как основную структурную единицу соцветия. Среди одиночных завитков, по Дж. Бренану, основным примитивным типом следует считать верхоцветное соцветие на более или менее облиственном стебле. Интересно отметить, что у большинства родов Старого Света встречаются соцветия с одиночными завитками, а у представителей Нового Света — с двойными завитками. Производные этих типов соцветий показывают удивительный параллелизм в развитии соцветий. Среди растений Старого Света двойной завиток встречается лишь у африканского рода атерикопсис, что указывает скорее на дивергентное развитие, чем на наличие сходства с американской группой. Созданная Дж. Бренаном система была в основном подтверждена анатомическими исследованиями Р. Томлинсона (1969).

Триба, которую можно было бы назвать трибой *мурданниевых* (Murdannieae), объединяет растения с моноподиальными прямостоячими или стелющимися стеблями и более или менее вытянутыми завитками, обычно сгруппированными в пирамидально-метельчатые соцветия, и нераскрывающимися коробочками. У мурданнии завиток редуцирован до пучка, состоящего из одного или нескольких цветков. К этой трибе иногда относят и американский род *геогенантус* (Geogenanthus), по типу опушения края лепестков близкий тропическому американскому роду кохлиостема.

Необычный по облику род картонема Дж. Бренан выделяет в особую трибу *картонемовые* (Cartonemeae), некоторые ботаники выделяют этот род иногда даже в отдельное семейство (Cartonemataceae). Эти растения, своеобразные внешне, имеют ограниченный ареал (кроме тропической Австралии, они были найдены еще на одном из островов Ару — острове Транган, лежащем к юго-западу от Новой Гвинеи). Картонемы довольно высокие многолетние травы, отличающиеся от большинства коммелиновых отсутствием суккулентных черт, сильной опушенностью железистыми волосками, колосовидной кистью, плохо развитым зародышем и эмбриотегием, отсутствием в тканях оксалата кальция и рядом незначительных анатомических признаков. Дж. Бренан считает соцветие картонемы колосовидной кистью, состоящей из редуцированных до одного цветка одиночных завитков, что, впрочем, можно наблюдать и у других коммелиновых, например у *мурданнии тончайшей* (M. tenuissima).

Три рода: *поллия* (Pollia), *палисота* (Palisota) и *аклисия* (Aclicia), распространенных в Африке, Азии и Австралии и объединенных в отдельную трибу *поллиевых* (Pollieae), очень сходны между собой по облику. Все они близки к мурданниевым, отличаясь от них главным образом раскрывающимися плодами (рис. 179, *9*). Сюда же Дж. Бренан относит и *псевдопарис* (Pseudoparis), выделяемый М. Пишоном (1964) в отдельную трибу. К трибе *стрептолирионовых* (Streptolirioneae) отнесены три индокитайских рода: стрептолирион, спатолирион и этиолирион — с лазающими стеблями и черешковыми листьями. Видам рода колеотрипы, относимой к монотипной трибе *колеотриповых* (Coleotrypeae), свойственны пазушные, прорывающие листовые влагалища пучковидные соцветия и цветки со сросшимися в нижней части лепестками и 6 равными тычинками. К этой трибе близки представители трибы *цианотовых* (Cyanotideae) с 2 широко распространенными в Старом Свете родами: белосинапсис и цианотис, отличающимися от колеотриповых цельными листовыми влагалищами и необычным для коммелиновых горизонтальным верхушечным эмбриотегием.

Видам африканского тропического рода антерикопсис, относимого к трибе *антерикопсисовые* (Anthericopsideae), присуще почти полное отсутствие стебля и состоящее из 1 или нескольких ложных зонтиков (каждый из двойного сидячего завитка) соцветие. Необычайны внешне и представители другого африканского рода — трицерателлы (монотипная триба *трицерателловые* — Triceratelleae), несколько напоминающей по облику картонему. Эти похожие на тростник, лишенные суккулентных черт растения сочетают симподиальный, сильно укороченный стебель с соцветием в виде удлиненного завитка со свободнолепестными цветками и 6 одинаковыми или почти одинаковыми тычинками.

Самый большой в семействе (150—200 видов) пантропический род коммелина объединен в одну трибу *коммелиновые* (Commelineae) с 2 близкими к нему родами с зигоморфными цветками, собранными в 1—2 завитка и более или

менее завернутыми в покрываловидный прицветник. К. Линней назвал не без определенного смысла этот род коммелина: зигоморфный венчик состоит из 3 лепестков, 2 из которых крупные, ярко-голубые, а третий много меньше и более бледный, иногда белый. И назван этот род в честь братьев Коммелин, двое из которых были известными учеными, а третий ничем особенным не прославился. Это была одна из многих остроумных шуток великого натуралиста.

Группу американских, главным образом тропических родов, выделенных Р. Вудсоном (1942) в отдельную трибу *традесканциевые* (Tradescantieae), Дж. Бренан оставляет почти без изменений, исключая из нее только коммелину и 2 близких ей рода. Очень разнообразные внешне, они все объединены особым устройством соцветия, состоящего из конечных или пазушных, двойных, сидячих завитков, сросшихся с цветоножкой. Сюда относится названный в честь английского ботаника Дж. Традесканта-отца род традесканция, представленный более 60 видами прямостоячих или стелющихся многолетних трав, распространенных в Северной и Южной Америке. Любопытно, что виды этого рода служили объектами космических исследований на кораблях «Восток» и «Восход».

К трибе *зебриновых* (Zebrineae) относятся 4 американских рода: зебрина, *сепаротека* (Separotheca), *сеткризия* (Setcreasea) и *велдения* (Weldenia), достаточно близкие к традесканциевым, но отличающиеся от последних сросшимися в нижней части в трубку лепестками. Неясно положение необычно выглядящего рода велдения с цветами и листьями, собранными в плотную розетку.

Представленный в тропических областях Америки несколькими десятками видов род дихоризандра отличен от остальных коммелиновых способом раскрытия пыльников и семенами с мясистым ариллусом. Еще М. Пишон (1946) выделил этот род в монотипную трибу *дихоризандровые* (Dichorisandreae). Несмотря на явную обособленность, этот род довольно близок к 3 американским родам: кохлиостеме, сидеразису и геогенантусу, которые Дж. Бренан помещает в разные трибы. С геогенантусом дихоризандру сближает такой чрезвычайно редкий у американских видов признак, как разорванное листовое влагалище. Кроме того, многие из них часто очень схожи внешне. О несомненной близости этих родов говорит и сходный по морфологии и их числу кариотип ($2n=38$), отличимый от остальных коммелиновых. У растущей в Бразилии *дихоризандры продырявленной* (D. perforans), несущей как верхушечные, так и боковые соцветия, последние прорывают листовые влагалища. Подобная картина встречается лишь у африканского рода полиспата, один из видов которого — *полиспата метельчатая* (Polyspatha paniculata) также несет на одном и том же растении как обычные, так и разрывающие листовые влагалища соцветия.

К трибе *кохлиостемовых* (Cochliostemateae) отнесен южноамериканский род кохлиостема, характеризующийся оригинально устроенным андроцеем. Оба вида этого рода представляют собой суккулентные бесстебельные или с довольно длинным (до 2 м) полулазающим стеблем эпифитные растения с крупными, обычно до метра и более длиной, собранными в розетку листьями. Выставленная впервые на майской Парижской выставке 1867 г. *кохлиостема ароматнейшая* (C. odoratissimum, или C. jacobianum, рис. 180, *2*, *3*) вызвала сенсацию среди ботаников своим необычным видом. Но еще большее изумление вызвало появление в сентябре многочисленных пурпурных цветков со сложно устроенным андроцеем. Пурпурные или бледно-голубые со слабым приятным запахом цветки несут 3 фертильные тычинки. Два перистоопушенных длинными желтыми волосками стаминодия располагаются по сторонам завязи, а третий, более мелкий, иногда почти редуцированный, находится позади фертильных тычинок. Нити двух тычинок разрастаются в сторону и вверх от улиткообразно закрученных пыльников, образуя капюшоновидный вырост с двумя длинными, вверх направленными концами; в нижней, расширенной части его и находятся пыльники всех трех тычинок (рис. 180, *2*, *3*).

Многие коммелиновые (особенно роды *рео* — Rhoeo, рис. 180, *1*, зебрина, цианотис, коммелина, традесканция и др.) очень декоративны и широко культивируются как в открытом грунте, так и в оранжереях многих стран. Благодаря необычайно окрашенным (фиолетовым, зеленым, пятнистым, полосатым), красивым сочным листьям, непритязательности, легкости и быстроте размножения вегетативными частями и семенами коммелиновые (например, *зебрина висячая* — Zebrina pendula) являются излюбленными объектами комнатного и оранжерейного цветоводства.

У нас на Кавказе, Украине и Дальнем Востоке растет единственный представитель этого теплолюбивого семейства — *коммелина обыкновенная* (Commelina communis, рис. 179, *3*, *4*), опасный сорняк, далеко распространившийся за пределы своего естественного ареала. На Дальнем Востоке коммелина обыкновенная встречается не только среди посевов, но и на старых паровых полях и залежах, где образует сплошные заросли красивого голубого цвета. В прошлом веке ее специально возделывали на Амуре для получения из лепестков пигмента для окрашивания рыбьих кож в особо люби-

мый местными народами (эвенками и нанайцами) голубой цвет. В сентябре на Черноморском побережье Кавказа вдоль дорог и тропинок можно видеть это небольшое стелющееся растение с удлиненно-овальными листьями и ярко-голубыми цветками. За чистую окраску цветков ее еще называют и синеглазкой. За недолговечность цветков, не увядающих, как обычно, а превращающихся в желеобразную каплю, коммелины на родине называют дневной красавицей.

Менее известны лекарственные свойства коммелиновых. Их используют в народной медицине при лечении различных заболеваний. Корни некоторых коммелин, например *коммелины клубневой* (C. tuberosa) и *коммелины голубой* (C. coelestis), содержат питательные вещества и употребляются в пищу, как и корни коммелины обыкновенной.

СЕМЕЙСТВО МАЙЯКОВЫЕ (MAYACACEAE)

Семейство майяковых, представленное одним родом *майяка* (Mayaca), распространено главным образом в Америке. Лишь один вид — *майяка Баума* (M. baumii) — растет в тропиках Западной Африки, на территории Анголы, Заира и Замбии. На Американском континенте майяковые встречаются от юго-востока Соединенных Штатов Америки (где граница проходит от Северной Каролины до Флориды и на западе до Восточного Техаса) и дальше через Центральную Америку до Боливии, Северо-Восточной Аргентины и Уругвая. Растут майяковые и на Багамских, Бермудских и Антильских островах (см. карту 9). В роде майяка 4 полиморфных вида, но некоторые авторы доводят число видов до 10 или даже 12.

Майяковые пресноводные, как правило, плавающие или полностью погруженные в воду травы с простым или ветвистым слабым стеблем, покрытым многочисленными маленькими линейными или нитевидными листьями, и с очень тонкими нитевидными корнями. Внешне эти маленькие, изящные растения удивительно похожи на знакомый северному жителю мох кукушкин лен (Polytrichum, рис. 181). Лишь когда на них появляются небольшие нежноокрашенные цветки, становится ясно, что это цветковые растения.

Растут майяки и на суше по берегам прудов, озер, канав, на болотах и трясинах, где они предпочитают богатые гумусом почвы, в то время как водные формы укореняются прямо в береговом песке. Майяковые плохо переносят соседство других растений и только в отсутствие их образуют на влажных открытых местах довольно плотные дерновинки. Тщательный анализ таких дерновинок обнаружил среди майяк лишь единичные стебельки мха, печеночника, мелких элеохарисов (Eleocharis) и листья щитолистника буэнос-айресского (Hydrocotyle bonariensis).

Так же как и у других водных растений, наземные формы майяк значительно мельче, чем водные. Так, например, длина стебля *майяки речной* (M. fluviatilis) у экземпляров, растущих на берегу, не превышает 2—2,5 см, только в затененных местах иногда достигая 5—8 см, в то время как среди погруженных в воду растений нередки экземпляры, чей слабый, вялый стебель вырастает в длину до 1 м и более.

Приспособление к водному образу жизни нашло отражение и в своеобразном анатомическом строении всего растения. В стеблях, листьях и корнях находятся воздушные каналы с поперечными перегородками из звездчатых клеток. У майяковых отсутствуют механические ткани, функции которых выполняет окружающая редуцированную стелу эндодерма. Иногда она сильно утолщена, например, в стебле. Отсутствуют также волоски, за исключением рано опадающих, развивающихся в пазухах листьев, и секреторные элементы. У водных форм все эти признаки выражены сильнее, чем у наземных.

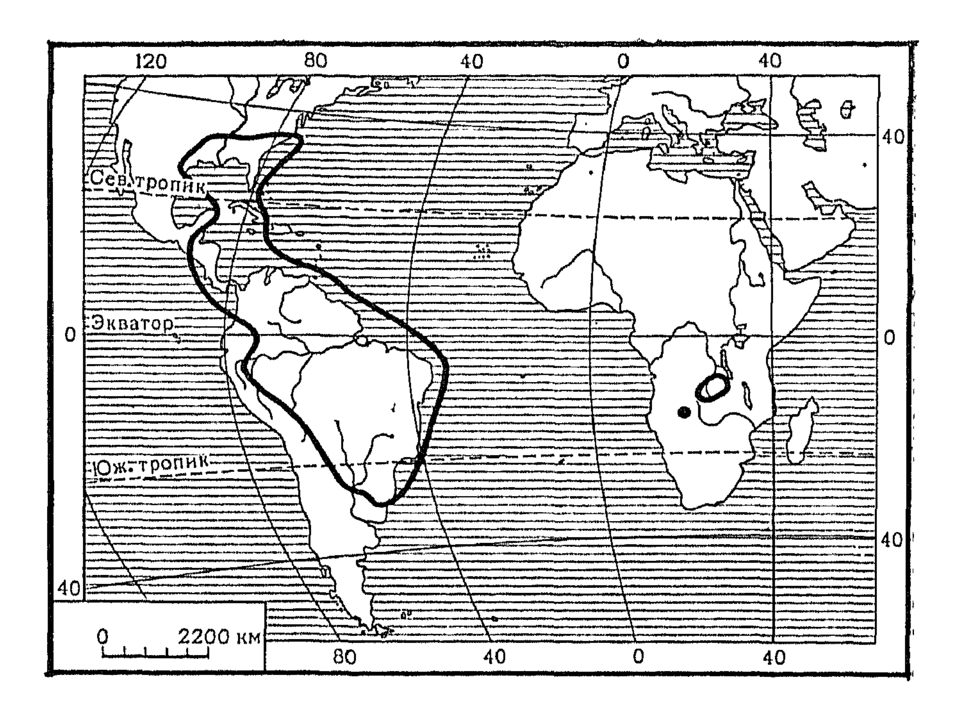
Листья майяковых очередные, сидячие, с одной срединной жилкой, лишены влагалищ и часто оканчиваются на верхушке двумя зубцами. У наземных форм майяки речной они очень мелкие, длиной всего 2—3 мм, а у водных длина достигает 1—1,8 см. Интересно, что в листовых пазухах очень молодых листьев развиваются нитевидные 2—3-клеточные волоски, сходные с волосками эриокаулоновых. Развиваясь очень рано, они образуют густое опушение, служащее защитой для листовых зачатков (примордиев) и верхушек молодых побегов. Выполнив свою роль, волоски отмирают и на старых побегах, как правило, отсутствуют.

Маленькие, обоеполые и актиноморфные цветки располагаются по одному в пазухах листьев или, реже, собраны на верхушке побега в зонтиковидное соцветие (рис. 181). Прозрачные пленчатые прицветники часто отгибаются вниз после цветения. Закладываясь как один, прицветник довольно рано, часто еще до того, как цветоножка достигнет своей нормальной длины, расщепляется продольной щелью на две части. Двойной околоцветник состоит из 3 почти створчатых чашелистиков, 3 черепитчатых лепестков и чередующихся с ними тычинок. Обратнояйцевидные, чисто-белые, розовые или фиолетовые лепестки лишь ненамного превышают чашелистики. Тычинки с тонкими, иногда слегка расширенными у основания нитями и пыльниками, прикрепленными к нитям своими основаниями, составляют при-

мечательную черту семейства. Особенно важен способ открывания пыльника, являющийся основным признаком при определении видов. Пыльники раскрываются верхушечными или почти верхушечными порами или поровидными щелями и высыпают многочисленную пыльцу прямо наружу или в вытянутую в виде трубки или кубка верхушечную часть пыльника. Некоторое представление о разнообразии строения андроцея майяковых дает рисунок 181. У майяки Баума поровидное отверстие, через которое высыпается пыльца, прикрыто в незрелых пыльниках мозолистым утолщением, позднее растворяющимся и освобождающим выход из пыльника (рис. 181). Для майяковых характерен паракарпный гинецей, состоящий из 3 плодолистиков. Имеются указания на случайное нахождение 4 и 5 плодолистиков. Завязь верхняя, с нитевидным столбиком, заканчивающимся цельным или 3-лопастным рыльцем, часто сохраняющимся до раскрытия плода. В каждом гнезде завязи по нескольку ортотропных семязачатков. Число их колеблется от 6 до 30 у разных видов. Плод — трехгранная коробочка, раскрывающаяся тремя створками. Мелкие, шаровидные или яйцевидные, темноокрашенные семена с сетчато-ямчатой поверхностью. Маленький верхушечный зародыш наверху с небольшим чашевидным эмбриотегием, образующимся, вероятно, из клеток внутреннего интегумента. При прорастании семени эмбриотегий разрушается, образуя канал, через который зародыш проникает наружу.

Интересен процесс опыления у майяковых. Строение цветка позволяло предполагать, что оно осуществляется насекомыми. Однако И. Упхофу (1933), в течение 7 лет наблюдавшему цветение майяки речной, не удалось обнаружить насекомых на ее маленьких, диаметром не более 4 мм, неприметных цветках. Те же случайные насекомые, которые крайне редко оказывались на этих растениях, не могли считаться их регулярными опылителями. Тем не менее на растениях постоянно образовывались плоды даже в холодную погоду, когда цветки остаются закрытыми.

Во Флориде майяка речная цветет почти весь год, за исключением лишь самого холодного времени или разгара летней жары. Цветки ее настолько мелки и неприметны, что только в момент массового цветения их можно разглядеть на фоне темно-зеленых мохообразных дерновинок. Открываются они утром, большей частью между 11 ч утра и часом пополудни. К вечеру большинство из них увядает. Лепестки становятся бурыми и засыхают, а зеленоватые чашелистики поднимаются кверху и смыкаются вокруг завязи, лишь позже расходясь



Карта 9. Ареал семейства майяковых.

и открывая молодой плод. Самоопыление осуществляется благодаря особому устройству цветка: трехлопастное рыльце находится на одном уровне и в непосредственной близости с пыльниками, и таким образом высыпающаяся пыльца попадает на рыльце. Однако, как показали наблюдения, на рыльце попадает немного пыльцы, в результате чего развивается незначительное количество семян. В редких случаях можно встретить цветки, у которых самоопыления не происходит из-за того, что тычинки их несколько короче рыльца. Достаточно разницы в 0,5—1 мм, чтобы самоопыление стало невозможным. При отцветании тычинки поникают или опадают, а побуревшее и сморщенное рыльце нередко сохраняется до раскрытия плода. Плоды развиваются быстро, и уже на следующий день становится заметным увеличение оплодотворенной завязи. Постепенно плоды приобретают треугольную форму, подобную плодам гречихи. Стоящая вертикально цветоножка все больше наклоняется к земле и все ниже опускает созревающие плоды. Через 4—6 недель плоды растрескиваются тремя отгибающимися назад створками и созревшие семена легко выпадают на землю, где и прорастают рядом с материнским растением.

Особенно любопытно опыление у подводных форм майяки речной, образующей плотные заросли на глубине 1—1,2 м. Полностью клейстогамные, т. е. никогда не раскрывающиеся, цветки ее располагаются на цветоножках, свободно торчащих во все стороны от подводного стебля. Они состоят из недоразвитых коричневатых или прозрачных лепестков и обычных чашелистиков, тычинок и завязи. Так же как и у наземных форм, пыльники располагаются в непосредственной близости от рыльца. Внутри

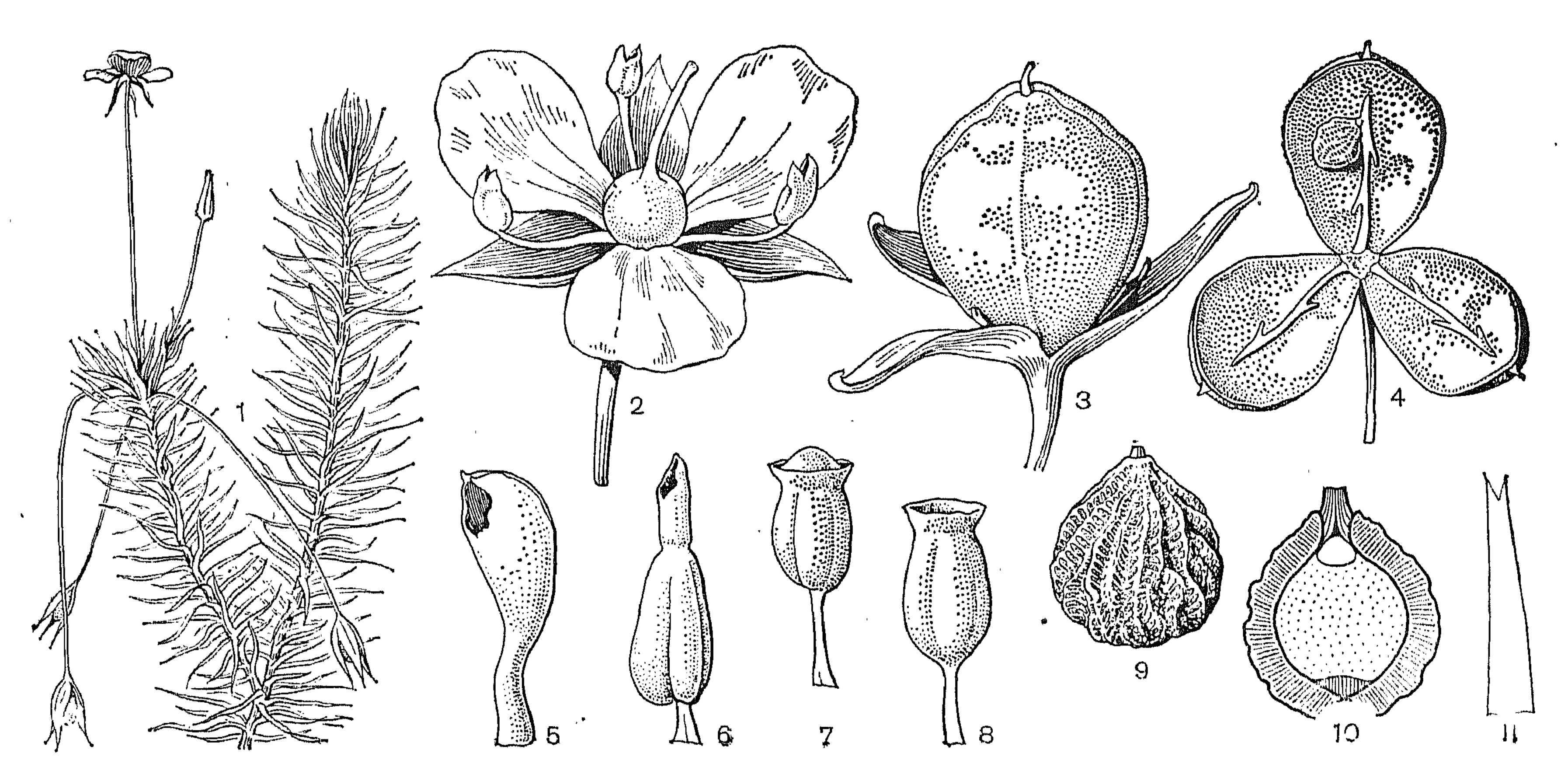


Рис. 181. Майяковые.

Майяка длинноножковая (Mayaca longipes): *1* — побег с цветками. Майяка речная (M. fluviatilis): *2* — цветок. Майяка Ванделла (M. vandellii): *3* — молодой плод; *4* — раскрытый зрелый плод. Майяка речная: *5* — тычинка (вид сбоку). Майяка Селлова (M. sellowiana): *6* — тычинка. Майяка Баума (M. baumii): *7* — молодая тычинка, видно мозолистое утолщение, закрывающее пору; *8* — зрелая тычинка. Майяка Ванделла: *9* — семя. Майяка речная: *10* — схематический разрез семени, сверху виден эмбриотегий. Майяка Ванделла: *11* — лист с двумя зубцами на верхушке.

плотно закрытого цветка сухо. Вода проникает в него крайне редко и в незначительных количествах, и даже в этих случаях она не препятствует опылению. Как показали исследования, попадающая в воду пыльца сохраняет способность к прорастанию. Развитие плодов идет так же, как и у наземных форм, от которых они отличаются только несколько более угловатой формой, хорошо сохранившимся столбиком и более светлоокрашенными семенами. Высыпающиеся семена распространяются водой на бо́льшие расстояния, чем у наземных форм.

Любопытно отметить, что семена майяк легче переносят высыхание, чем нахождение под водой. Как показал опыт, семена, подвергшиеся высушиванию в течение 6 недель, при намачивании прорастали очень быстро, а те, что выдерживались под водой, не дали всходов и через 12 недель.

Экономическое значение майяковых неизвестно, и в культуре они не встречаются. Вероятно, они могут быть использованы как изящные и оригинальные аквариумные растения.

ПОРЯДОК ЭРИОКАУЛОНОВЫЕ (ERIOCAULALES)

СЕМЕЙСТВО ЭРИОКАУЛОНОВЫЕ (ERIOCAULACEAE)

Среди однодольных есть свои «сложноцветные», имеющие подобно сложноцветным из класса двудольных очень мелкие цветки в густых корзинкообразных головках, обычно окруженных оберткой из прицветников. Это небольшое семейство эриокаулоновых, которое включает 13 родов и около 1200 видов, распространенных главным образом в тропических областях обоих полушарий. Особенно богато представлены эриокаулоновые в тропиках Нового Света, где имеются 5 эндемичных родов: *лейотрикс* (Leiothrix), *бластокаулон* (Blastocaulon), *тонина* (Tonina), *филодица* (Philodice) и наиболее крупный род семейства (свыше 450 видов) — *пепалантус* (Paepalanthus, рис. 182, 183). Лишь немногие виды наиболее широко распространенного рода *эриокаулон*, или *шерстестебельник* (Eriocaulon, рис. 184), заходят через субтропики в умеренно теплые области северного полушария: в Восточной Азии — до низовьев Амура и Сахалина, в Северной Америке — до Ньюфаундленда, при-

чем один североамериканский вид — *эриокаулон семиугольный* (E. septangulare) заходит и на крайний северо-запад Европы — на западное побережье Ирландии и Гебридские острова. В тропиках Азии и Австралии семейство представлено только многочисленными видами эриокаулона, ареал которого включает также тропическую и Южную Африку, Центральную и Южную Америку. Разорванный афро-американский ареал имеет еще тропический род *сингонантус* (Syngonanthus, рис. 185, *10*).

Значительное большинство эриокаулоновых — многолетние, реже однолетние травы. Лишь немногие виды бразильского кампоса, например *пепалантусы многоцветковый* (Paepalanthus polyanthus, рис. 182) и *колючелистный* (P. acanthophyllus) с толстыми, покрытыми очень жесткими, колючими на верхушке листьями, могут быть отнесены к полукустарникам, а скальный бразильский вид *пепалантус Глазиу* (P. glaziovii, рис. 183, *14*) — к полукустарничкам, хотя анатомия их стеблей еще недостаточно изучена. Общие размеры растений обычно невелики, но все же значительно варьируют в пределах семейства. Так, высота африканского розеткообразующего *эриокаулона длиннолепестного* (Eriocaulon longipetalum) всего около 1 см (рис. 184, *15*), в то время как самый крупный представитель семейства — пепалантус многоцветковый достигает в высоту 1,5—2 м (рис. 182).

Корневая система эриокаулоновых сходна с характерной для других однодольных. Главный корень при развитии проростка быстро отмирает, замещаясь придаточными корнями, иногда возникающими в большом количестве и как бы окутывающими немного утолщенное основание стебля. У многих видов эриокаулона и некоторых других родов, растущих на болотах и по берегам водоемов, корни окружены беловатой оболочкой из губчатой ткани, формирующейся из клеток воздухоносной ткани (аэренхимы). Ползучие корневища и клубни стеблевого происхождения у эриокаулоновых отсутствуют.

По расположению листьев на стеблях виды семейства могут быть разделены на две основные группы: розеткообразующие, у которых все листья собраны в прикорневую розетку, и безрозеточные с равномерно распределенными по более или менее удлиненному и часто разветвленному стеблю листьями. Розеткообразующими являются многие многолетние и все однолетние виды эриокаулона, в том числе виды флоры СССР, например *эриокаулон уссурийский* (E. ussuriense, рис. 184, *12*). Виды второй группы особенно разнообразны и оригинальны по внешнему облику. Среди них есть как настоящие водные растения, например *тонина речная* (Tonina fluviatilis, рис. 185, *5*) из тропической Америки, так и относительно ксерофильные виды бразильского кампоса. Упомянутый выше пепалантус многоцветковый при равномерно облиственных стеблях имеет, однако, и хорошо выраженную розетку более крупных, чем стеблевые, листьев. У некоторых видов лейотрикса и сингонантуса часть безлистных стрелок, выходящих из пазух листьев основной розетки, несет на верхушке не головку, а новые розетки густо расположенных листьев: эти розетки, в свою очередь, снова дают стрелки с головками или новыми розетками листьев. Образующиеся розетки могут ложиться на землю, укореняться и давать новые растения.

Листья большинства эриокаулоновых по внешнему виду напоминают листья злаков или осоковых. Они обычно линейные или линейно-ланцетные с параллельным жилкованием, без черешков и часто имеют влагалищеобразно расширенные основания. Однако имеются и эриокаулоновые с очень узкими, щетиновидными или волосовидными, а иногда даже цилиндрическими (у *пепалантуса волосолистного* — Paepalanthus capillaceus) листьями или, напротив, с широколанцетными листьями. Очень варьируют листья и по консистенции: виды с частично или полностью погруженными в воду листьями (например, *эриокаулон щетинолистный* — Eriocaulon setaceum, рис. 184, *13*, *14*), как и многие болотные виды, имеют тонкие, часто полупрозрачные листья, в то время как у упомянутых выше видов бразильского кампоса они кожистые, колючезаостренные на верхушке. Опушение на них чаще отсутствует, но у *пепалантуса белошерстистого* (Paepalanthus lanato-albus) листья беловато-войлочные, а у *пепалантуса серебристого* (P. argenteus) они серебристоблестящие от густого прижатого опушения. Расположение листьев на стеблях и в розетках обычно спиральное. Лишь у бразильского *пепалантуса двурядполистного* (P. distichophyllus) очень мелкие, почти чешуевидные листья расположены на стебле двурядно (рис. 183, *15*).

Всегда однополые, актиноморфные или зигоморфные и тогда двусторонне-симметричные цветки эриокаулоновых собраны в очень характерные для этого семейства соцветия — головки, напоминающие корзинки сложноцветных или головкообразные соцветия ворсянковых. Это сходство усиливается обычным присутствием одного или нескольких рядов листочков — наружных прицветников, образующих обертку вокруг соцветия. Сильно увеличенные внутренние листочки обертки некоторых видов, например *пепалантуса Сены* (P. senaeanus, рис. 183, *11*) или *сингонантуса пупавкоцветкового*



Рис. 182. Пепалантус многоцветковый (Paepalanthus polyanthus):

1 — общий вид; *2* — соцветие.

(Syngonanthus anthemidiflorus, рис. 185, *10*), часто окрашенные в белый или желтый цвет, делают эти растения очень похожими на виды пупавки (Anthemis) или бессмертника (Xeranthemum) из семейства сложноцветных. Прицветники внутренних цветков обычно не выше цветков и имеют пленчатую или перепончатую консистенцию, а у некоторых видов сингонантуса они полностью редуцированы. Как и у сложноцветных, общее цветоложе может быть плоским, более или менее выпуклым или конусовидным, совершенно голым или густо покрытым длинными волосками.

Элементарные соцветия эриокаулоновых — шаровидные, полушаровидные или яйцевидные головки — обычно располагаются по одному на верхушках безлистных голых или волосистых (иногда беловойлочных) стрелок, выходящих из пазух листьев розетки или расставленных стеблевых листьев и обычно имеющих у своего основания замкнутый чешуевидный перепончатый лист, гомологичный предлистьям других однодольных. У некоторых видов пепалантуса предлистья также редуцируются, а у бразильской филодицы они замещены обычными листьями. Вполне или почти сидячие на верхушках стебля и его боковых ветвей головки встречаются лишь у некоторых видов пепалантуса, например у *пепалантуса жесткого* (Paepalanthus scleranthus) или плаунообразного *пепалантуса гайанского* (P. guyanensis, рис. 183, *12*). У других видов этого же рода встречаются и другие варианты расположения головок. Так, у *пепалантуса многогранистого* (P. polygonus) из пазухи одного листа выходит несколько головок на своих стрелках. У *пепалантуса черно-белого* (P. melaleucus) и ряда близких видов безлистные пазушные стрелки несут на верхушке не одну, а 5—12 головок на коротких ножках (рис. 183, *1*); у *пепалантуса плосколистного* (P. planifolius) последние настолько укорочены, что все головки каждой стрелки сливаются в одну крупную головку. У видов с длинными, равномерно облиственными стеблями головки могут располагаться или рассеянно, или зонтикообразными пучками на верхушках стебля и его боковых ветвей. Последний вариант расположения встречается, в частности, у замечательного во многих отношениях вида бразильского кампоса — пепалантуса многоцветкового (рис. 182), имеющего очень мелкие, но многочисленные головки на волосистых ножках.

Как и у сложноцветных, цветки у эриокаулоновых отличаются небольшими размерами: часто их длина составляет всего около 0,25 мм! Мужские и женские цветки почти всегда (исключая немногие виды эриокаулона) располагаются в одних и тех же головках, причем муж-

ские цветки чаще занимают периферическую часть головки, хотя бывает и наоборот. Околоцветник у эриокаулоновых обычно двойной, 3-, реже 2-членный, и его строение имеет большое систематическое значение. Пленчатые или перепончатые чашелистики чаще бывают свободными, но в мужских цветках многих видов эриокаулона они могут срастаться в глубоко вырезанную с одной стороны покрывалообразную чашечку с 3 зубцами (рис. 184, *6*). Лепестки отличаются от чашелистиков по консистенции и имеют более светлую, обычно беловатую окраску. Как и чашелистики, они часто бывают реснитчатыми по краю или волосистыми в верхней части. У многих видов венчик короче чашечки, но и тогда он обычно во время цветения возвышается над ней за счет быстрого разрастания оси цветка между чашечкой и венчиком. В ряде случаев венчик полностью редуцируется, например в женских цветках широко распространенного в тропиках Старого Света *эриокаулона Зибольда* (Eriocaulon sieboldianum), у которого чашелистики представлены мелкими и почти нитевидными сегментами. У эриокаулона и близкого к нему рода *мезантемум* (Mesanthemum) на верхней (внутренней) поверхности свободных или сросшихся друг с другом лепестков близ их верхушки имеется обычно темноокрашенная желёзка, выделяющая нектар. Лепестки могут срастаться между собой различным образом. У африканского мезантемума и в мужских и в женских цветках лепестки срастаются в густореснитчатую и едва зубчатую по краю трубку. Лишь в нижней части венчика женских цветков лепестки не срастаются друг с другом, образуя три щелевидных отверстия (рис. 185, *18*). Такие же щели в нижней части трубки зубчатого по краю венчика имеются и в женских цветках сингонантуса и филодицы. У тонины лепестки в женских цветках редуцированы до очень мелких реснитчатых чешуек (рис. 185, *8*).

Представители родов эриокаулон и мезантемум имеют 6, реже 4 тычинки, расположенные в 2 круга и прикрепленные к основанию лепестков или к верхней части трубки венчика. У представителей остальных родов семейства тычинки наружного круга редуцируются и остаются 3, реже 2 тычинки внутреннего круга, расположенные супротивно лепесткам или долям венчика. Обычно в мужских цветках имеется еще рудимент гинецея. Пыльники интрорзные, вскрывающиеся вертикальной щелью. Обычно они состоят из 2 тек, реже — у филодицы — только из одной теки. Мелкошиповатая оболочка пыльцевых зерен свидетельствует об энтомофильном способе опыления.

В женских цветках имеется синкарпный гинецей из 3, реже 2 плодолистиков с верхней 3-

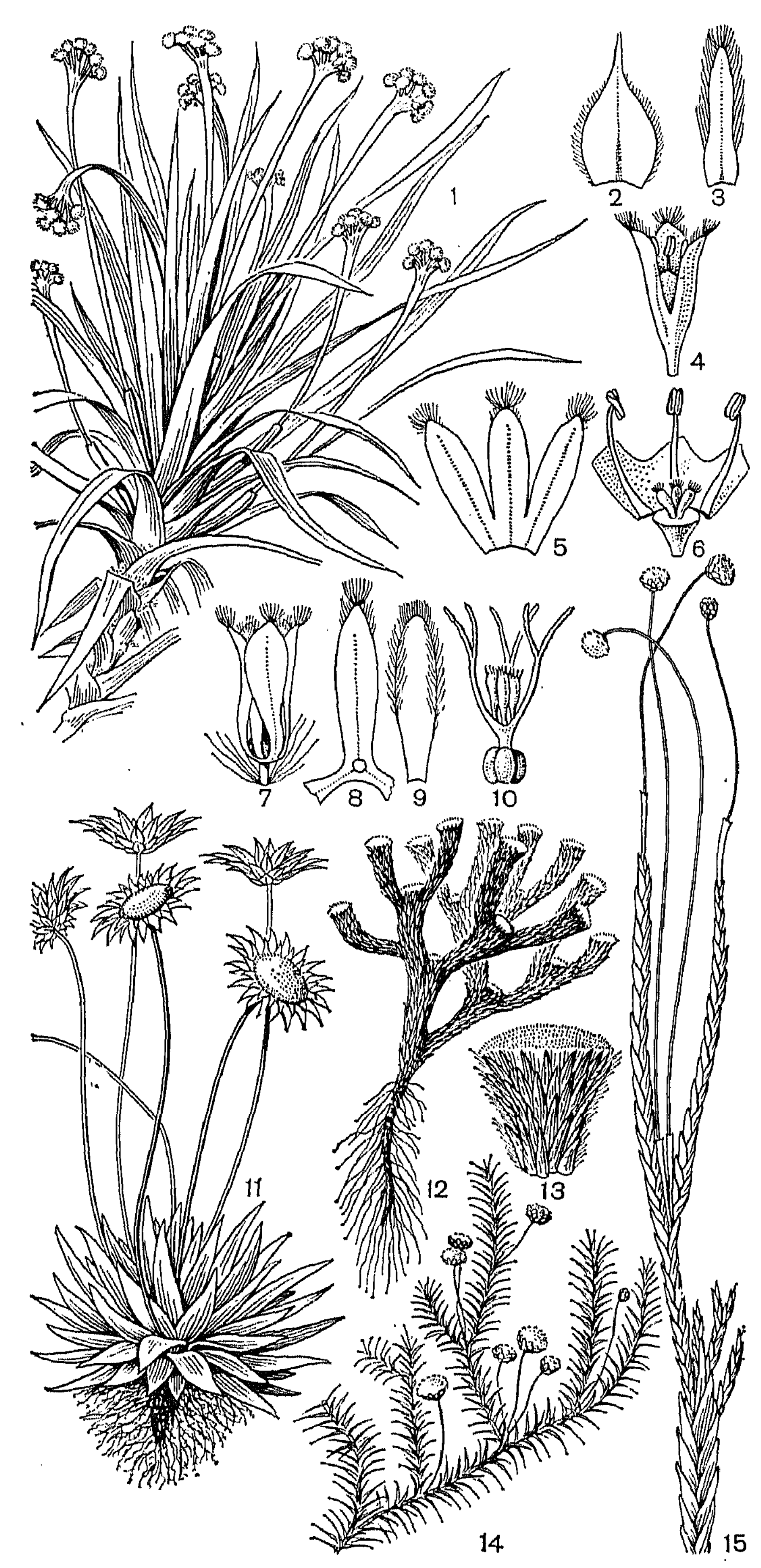


Рис. 183. Виды пепалантуса (Paepalanthus):

Пепалантус черно-белый (P. melalcucus): *1* — общий вид. Пепалантус веллозиевидный (P. vellozioides): *2* — листочек обертки; *3* — прицветник; *4* — мужской цветок; *5* — его чашечка; *6* — мужской цветок без чашечки с разрезанным спереди венчиком; *7* — женский цветок; *8* — его чашелистик; *9* — его лепесток; *10* — гинецей. Пепалантус Сены (P. senaeanus): *11* — общий вид. Пепалантус гайанский (P. guyanensis): *12* — общий вид; *13* — верхушка ветви с соцветием. Пепалантус Глазиу (P. glaziovii): *14* — общий вид. Пепалантус двуряднолистный (P. distichophyllus): *15* — верхняя часть ветви с соцветиями.

или 2-гнездной завязью. Каждое гнездо содержит только один висячий семязачаток. Завязь на верхушке переходит в короткий столбик, который делится на 3 рыльцевых ветви, покрытых очень короткими сосочками. У видов пепалантуса и тонины (рис. 185, *8*) каждая рыльцевая ветвь вторично делится на две ветви. Для рода лейотрикс, в отличие от других родов семейства, характерны трехгранные полые столбики (рис. 185, *3*). Все роды, кроме эриокаулона и мезантемума, имеют столбики с 3 дополнительными ветвями, отличающимися по форме и величине от рыльцевых ветвей, но также несущими на верхушке рыльцеподобные структуры. Прежде их принимали за дополнительные рыльца, однако более вероятно, что они выполняют функцию нектарников, что подтверждается обычным присутствием их в мужских цветках на рудименте гинецея.

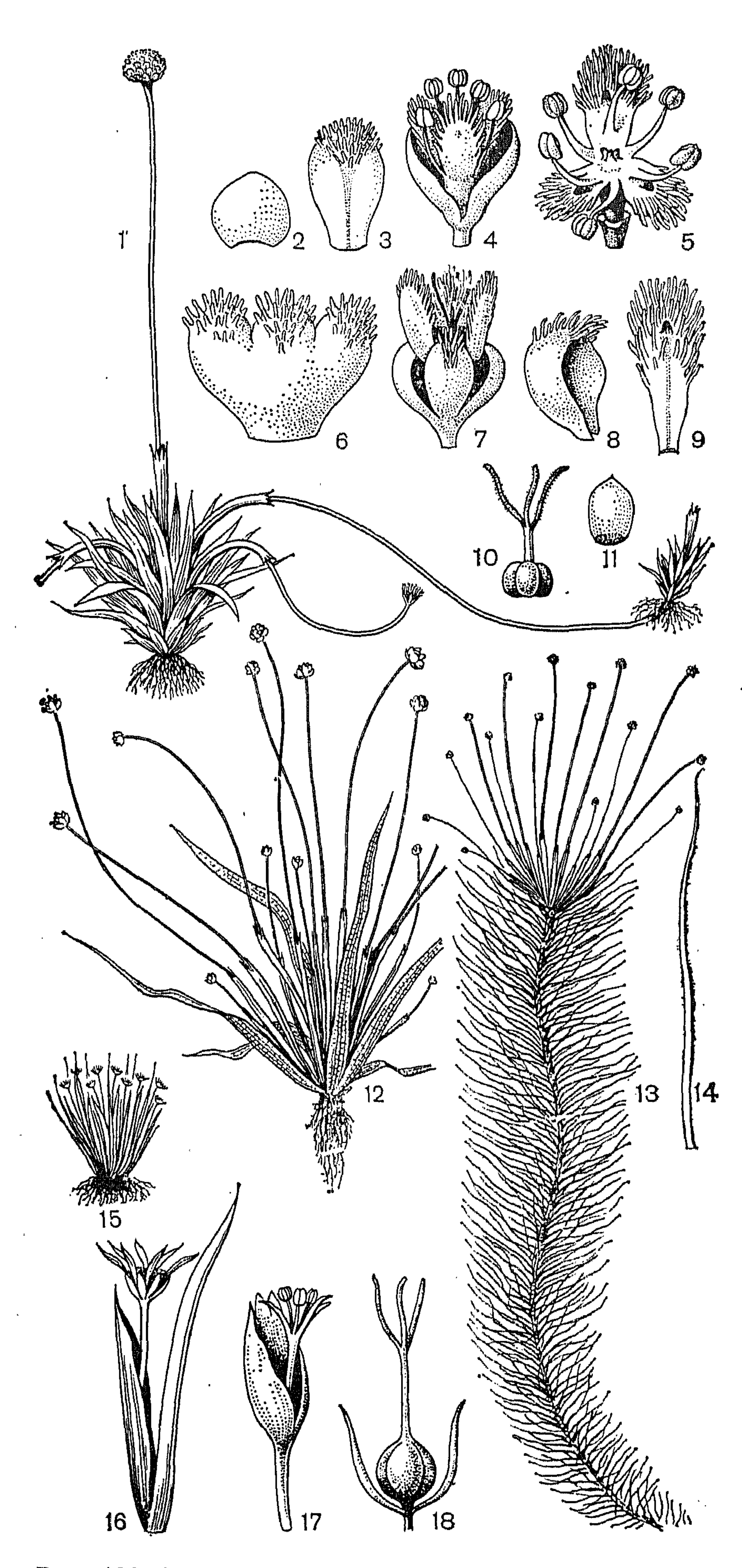


Рис. 184. Виды эриокаулона (Eriocaulon):

Эриокаулон Вуда (E. woodii): *1* — общий вид; *2* — листочек обертки; *3* — прицветник; *4* — мужской цветок; *5* — он же с удаленной чашечкой; *6* — его чашечка; *7* — женский цветок; *8* — его чашелистик; *9* — его лепесток; *10* — гинецей; *11* — семя. Эриокаулон уссурийский (E. ussuriense): *12* — общий вид. Эриокаулон щетинолистный (E. setaceum): *13* — верхняя часть побега с соцветиями; *14* — лист. Эриокаулон длиннолепестный (E. longipetalum): *15* — общий вид; *16* — лист с расположенными в его пазухе стрелкой, несущей соцветие, и предлистом. Эриокаулон Зибольда (E. sieboldianum): *17* — мужской цветок сбоку; *18* — женский цветок.

Плод 3-, реже 2-гнездная локулицидная коробочка. Семя, имеющее эллипсоидальную или почти шаровидную форму, содержит обильный эндосперм и маленький зародыш. Поверхность семян нередко кажется очень коротковолосистой, однако она покрыта не волосками, а волоскоподобными остатками клеток, оставшимися после разрушения внешних слоев семенной оболочки. Вероятно, эти «волоски» играют какую-то роль при распространении семян.

Значительное большинство эриокаулоновых — растения болот и других сильно увлажненных местообитаний, особенно в горных районах тропиков (в Андах на высоте до 4000 м над уровнем моря). Влаголюбивы и немногие виды эриокаулона флоры СССР, которые встречаются на болотах и болотистых лугах южных районов Дальнего Востока. Это небольшие невзрачные растения, образующие розетки густорасположенных листьев и многочисленные мелкие головки на длинных и тонких стрелках (рис. 184, *12*). Есть в семействе и настоящие водные растения с длинными и гибкими, но обычно все же прикрепленными ко дну водоемов стеблями. Примерами их могут служить американская тонина речная (рис. 185, *5*), эриокаулон щетинолистный (рис. 184, *13*) из тропиков Азии и Австралии и сингонантус крупностебельный с лесных болот Южной Америки. Оба последних вида имеют очень узкие, слипающиеся вне воды листья.

Очень разнообразны жизненные формы относительно ксерофильных, часто жестколистных представителей семейства эриокаулоновых. Мы уже не раз упоминали одного из характерных обитателей бразильского кампоса — пепалантуса многоцветкового (рис. 182). Сюда же принадлежат пепалантус черно-белый (рис. 183, *1*) и распространенный на наиболее сухих местах кампоса *пепалантус коротконогий* (Pae-

palanthus brachypus) — почти бесстебельное растение с лежащими на песке жесткими мохнатоволосистыми листьями, из пазух которых выходят также укороченные побеги, несущие стрелки. Бразильский *пепалантус лазающий* (P. scandens) имеет лазящие и часто свисающие с ветвей кустарников, довольно густооблиственные стебли длиной до 1,5 м. Многие виды эриокаулоновых с расставленными мелкими листьями легко принять за виды плауна (Lycopodium) или за крупные мхи. Таков упомянутый выше пепалантус гайанский (рис. 183, *12*), обитающий на влажных песчаных местах в Гайане. Другой вид этого рода — пепалантус Глазиу (рис. 183, *14*), также с ложнодихотомически ветвящимся стеблем, похож на плаун или на кустарничек из семейства вересковых.

Биологические особенности эриокаулоновых еще недостаточно изучены. Их цветки опыляются короткохоботковыми насекомыми, которых привлекает нектар, у видов эриокаулона и мезантемума выделяемый желёзками на верхней (внутренней) стороне лепестков. У остальных родов роль нектарников, по-видимому, играют рыльцеобразные дополнительные ветви столбиков. Привлечению насекомых-опылителей способствует объединение цветков в головкообразные соцветия, а нередко также увеличенные и ярко окрашенные самые внутренние листочки оберток. Цветки *эриокаулона душистого* (Eriocaulon odoratum), кроме того, имеют приятный запах, напоминающий запах пупавки благородной (Anthemis nobilis) из семейства сложноцветных. Ползая по верхней поверхности головок и засовывая хоботок внутрь цветков, опылители, обычно имеющие небольшие размеры, касаются передней частью тела пыльников и рыльцевых ветвей. Самоопылению препятствует дихогамия, чаще всего проявляющаяся в протандрии.

У большинства эриокаулоновых отсутствуют специальные приспособления для распространения семян, которые обычно просто выпадают из растрескавшихся коробочек и затем могут разноситься или водными потоками, или на ногах животных с комочками почвы. У водных представителей этого семейства, например тонины, естественно преобладает гидрохория. У относительно ксерофильных видов пепалантуса встречается и анемохория: ветром могут разноситься как отдельные головки, так и обламывающиеся части побегов со многими головками (по типу перекати-поля). У мезантемума и филодицы ветром разносятся плоды, окруженные сухим сростнолепестным венчиком, причем семена могут выпадать из коробочки через отверстия в нижней части трубки венчика (рис. 185, *15*). Некоторые виды семейства способны размножаться вегетативно путем об-

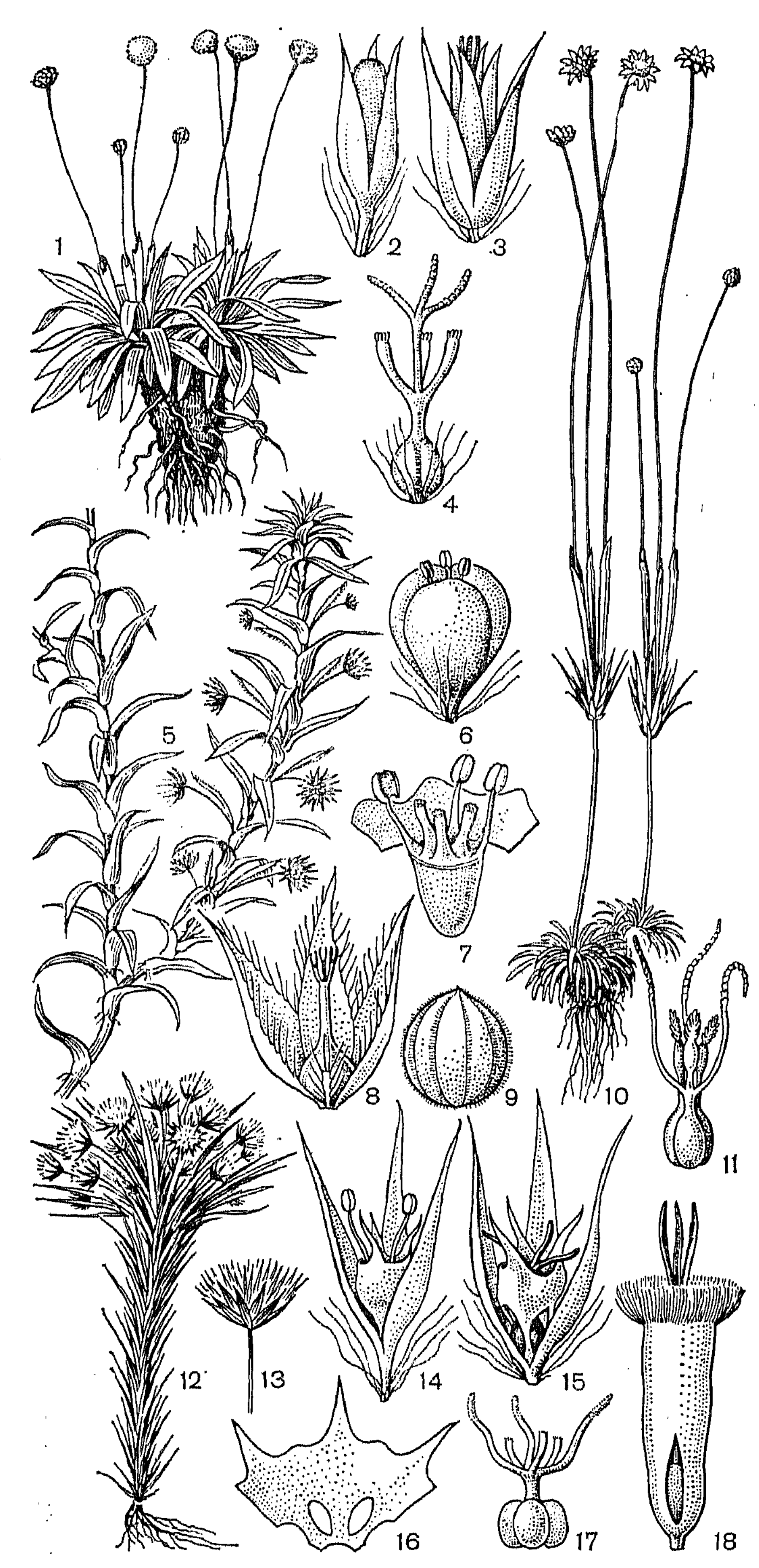


Рис. 185. Эриокаулоновые.

Лейотрикс облакородный (Leiothrixnubigena): *1* — общий вид; *2* — мужской цветок; *3* — женский цветок; *4* — гинецей. Тонина речная (Tonina fluviatilis): *5* — общий вид; *6* — мужской цветок; *7* — он же без чашечки с разрезанным спереди венчиком; *8* — женский цветок; *9* — семя. Сингонантус пупавкоцветковый (Syngonanthus anthemidiflorus): *10* — общий вид; *11* — гинецей. Филодица Гоффмансега (Philodice hoffmannseggii): *12* — общий вид; *13* — соцветие; *14* — мужской цветок; *15* — женский цветок; *16* — разрезанный спереди венчик женского цветка; *17* — гинецей. Мезантемум Рутенберга (Mesanthemum rutenbergianum): *18* — женский цветок без чашелистиков.

разования надземных стелющихся и укореняющихся в узлах побегов, иногда напоминающих усы земляники. Южноафриканский розеткообразующий *эриокаулон Вуда* (E. woodii, рис. 184, *1*) имеет способ размножения, напоминающий вивипарию у злаков: часть головок, расположенных на выходящих из пазух листьев розетки безлистных стрелках, видоизменяется в листовые почки, которые, попадая на землю, укореняются и дают начало новым растениям (рис. 184, *1*).

Монографом эриокаулоновых — В. Руландом (1903) семейство было разделено на 2 подсемейства, принимаемых и в настоящее время. У представителей подсемейства *эриокаулоновых* (Eriocauloideae) — видов обширного (более 400 видов) и распространенного почти на всех континентах рода эриокаулон и небольшого африканского рода мезантемум — тычинок вдвое больше, чем лепестков (4 или 6), и расположены они в 2 круга. Кроме того, у них отсутствуют дополнительные рыльцеподобные ветви на столбиках, но имеются выделяющие нектар желёзки на лепестках. Остальные роды принадлежат к подсемейству *пепалантусовых* (Paepalanthoideae), для которых характерны один круг тычинок (2—3 тычинки), присутствие 3 рыльцеподобных ветвей на столбиках и отсутствие желёзок на лепестках. Центральный род этого подсемейства — пепалантус — включает более 450 видов, распространенных исключительно в Америке. Из других родов подсемейства можно отметить еще афроамериканский род сингонантус, содержащий около 200 видов, и обычное в тропической Америке водное растение тонину речную.

Хозяйственное значение эриокаулоновых незначительно. Имеются лишь сведения об использовании целого ряда тропических видов в народной медицине, например *эриокаулона лекарственного* (Eriocaulon officinale) в Китае или эриокаулона щетинолистного в Индии.

ПОРЯДОК РЕСТИЕВЫЕ (RESTIONALES)

СЕМЕЙСТВО ФЛАГЕЛЛАРИЕВЫЕ (FLAGELLARIACEAE)

Монотипное семейство включает один род *флагеллария* (Flagellaria, рис. 186, 187) и 3 вида, распространенных в тропиках Старого Света, но преимущественно на островах Тихого океана. По пыльце и своему анатомическому строению, особенно устьиц и эпидермальных клеток, оно обнаруживает большое сходство со злаками.

Флагеллариевые представляют собой многолетние лесные лианы с коротким, покрытым чешуйками симподиальным корневищем, в котором запасается сахароза, а не крахмал, как у большинства растений; каждый конец корневища несет только по 2 почки возобновления. Стебли у них одиночные, мощные, длиной от 2 до 15 м; они вальковатые, травянистые, но твердые и крепкие (напоминают виноградную лозу), в основании более или менее деревенеющие. Стебли простые или равно дихотомически ветвятся только в верхней части, не разделены на узлы и междоузлия и не имеют вторичного утолщения. Листья густо расположены по всему стеблю, очередные, двурядные, жесткие и напоминают листья злаков, в почкосложении улиткообразно свернутые. Они линейные или имеют форму от яйцевидных до ланцетовидных, нескладчатые, изолатеральные или дорсивентральные, цельнокрайные, с густым продольным и параллельным жилкованием и с короткими, косыми и тонкими поперечными жилочками; крупные жилки дугообразно сходятся в основании пластинки. Длина листьев колеблется от 3 до 50 см, а ширина — от 0,5 до 6,5 см. В основании листья закругленные или слегка сердцевидные, сидячие или же внезапно переходят в дорсально уплощенный черешок длиной 3—10 мм. Этот черешок или основание пластинки у сидячих листьев переходят в вальковатое, трубчатое и замкнутое почти до самой усеченной верхушки влагалище. Влагалища плотно охватывают стебель и в месте перехода в пластинку или черешок имеют, как у злаков, ушки в виде узкого и тонкого ободка; язычок отсутствует. К верхушке листья суживаются и, кроме самых нижних, заканчиваются длинным и тонким, дорсально уплощенным твердым усиком, который закручивается наподобие часовой пружины (рис. 186, 187). С помощью этих усиков флагеллярии цепляются за деревья и кустарники, по которым они высоко поднимаются вверх. Как только усики захватывают опору, они утолщаются и становятся еще более твердыми и крепкими. Листья, как и все растение, голые. Устьица парацитные (М. А. Баранова, 1975), замыкающие клетки их граминоидного типа. Сосуды имеются в стеблях и листьях, членики их с простой или лестничной перфорацией. Стенки клеток всего растения, особенно эпидермиса, обильно пропитаны кремнеземом, а некоторые клетки содержат скопления кремнезема в виде округлых тел. В паренхиме стебля имеются рассеянные секреторные клетки, а в мезофилле листьев наблюдаются секреторные

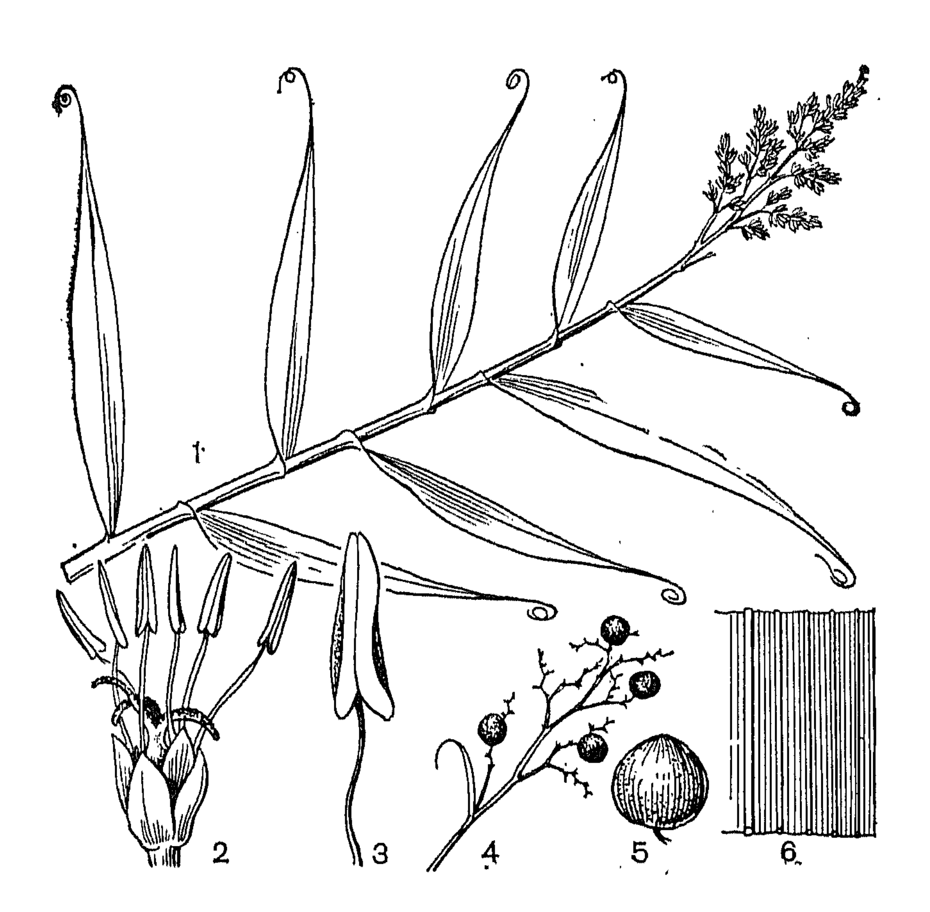


Рис. 186. Флагеллария гвинейская (Flagellaria guineensis):

1 — верхняя часть стебля с соцветием; *2* — цветок; *3* — тычинка; *4* — веточка соцветия с плодами; *5* — плод; *6* — сегмент листа.

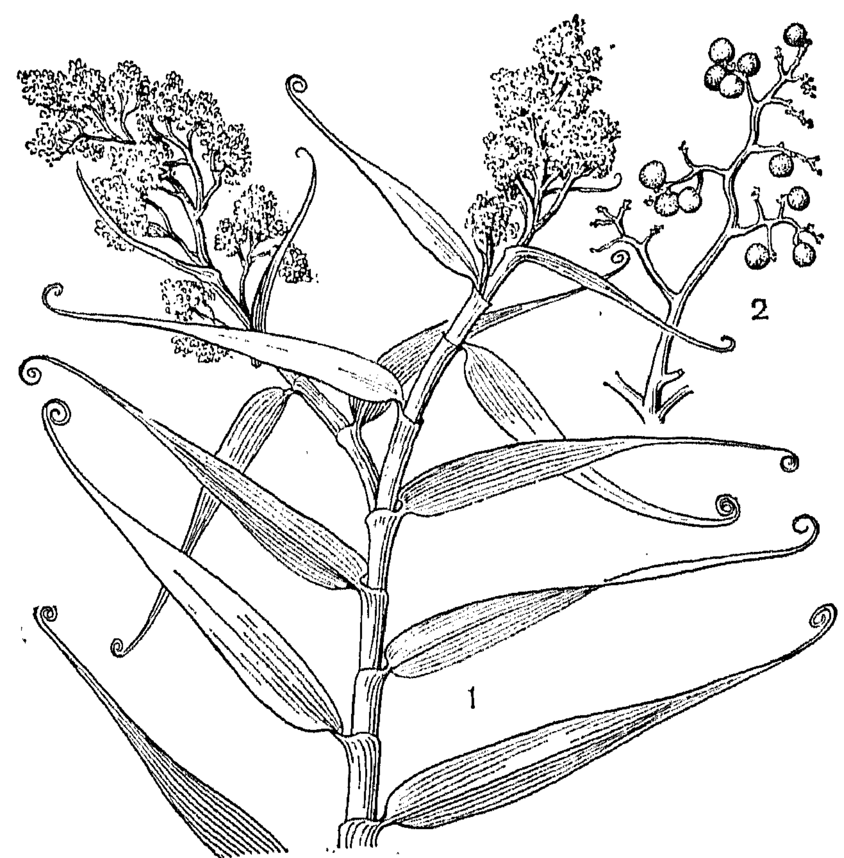


Рис. 187. Флагеллария индийская (Flagellaria indica):

1 — верхняя часть стебля с соцветиями; *2* — ветвь с плодами.

каналы и маленькие гроздья кристаллов оксалата кальция.

Цветки флагеллариевых актиноморфные, мелкие и малозаметные, обоеполые, трехчленные, сидячие, с запахом. Они многочисленные, с прицветничками, собраны в конечные, более или менее густые, сильно ветвистые, снабженные опадающими кроющими листьями метелки длиной 3—50 см. Прицветнички мелкие, широкие и вогнутые, с ушками. Околоцветник, остающийся при плодах, состоит из 6 перепончатых продолговатых и тупых, беловатых или желтых, расположенных в 2 круга сегментов, наружные из которых в 2 раза короче внутренних. Тычинок 6. Они свободные, располагаются в 2 круга, выступают из околоцветника и имеют нитевидные тычиночные нити, к которым пыльники прикрепляются своим основанием. Пыльники линейные или линейно-продолговатые, в основании стреловидные, интрорзные, открываются продольной щелью. Пыльцевые зерна однопоровые, граминоидного типа. Гинецей синкарпный, из 3 плодолистиков; завязь верхняя, 3-гнездная и трехгранная, содержит в каждом гнезде по 1 висячему семязачатку. Столбик короткий или отсутствует; рыльца в числе 3, вальковатые, с сосочками, довольно длинные, как и тычинки, выступают из околоцветника. Пыльник и рыльца созревают одновременно (гомогамия). Цветут и плодоносят флагелларии одновременно, опыляются ветром. Т. Ньюел (1969) считает, что в опылении принимают участие и муравьи.

Плоды костянковидные, нераскрывающиеся, полушаровидные, остроконечные, розовые или ярко-красные, содержат по 1, реже по 2—3 семени. Экзокарпий плодов тонкий и мясистый; эндокарпий очень твердый, напоминает кость, гладкий или бороздчатый (так называемая косточка). Семена шаровидные или несколько сплюснутые и уплощенные, с корковидной оболочкой; эндосперм обильный, мучнистый, содержит, кроме того, запасной крахмал в виде простых зерен; зародыш маленький, чечевицевидный, слабодифференцированный, окружен эндоспермом. Плоды флагеллариевых обладают некоторой плавучестью благодаря наличию в эндокарпии двух небольших полостей, заполненных воздухом. На этом основании Г. Ридли (1930) считает, что плоды флагелларии разносятся главным образом морской водой и морскими течениями как на близкие, от одного берега к другому, так и на значительные расстояния — от острова к острову. Подтверждение своей точки зрения Ридли видит и в экологии флагелларии. Все 3 вида этого рода растут в тропических сырых, но не заболоченных прибрежных лесах, преимущественно на мор-

ских побережьях, иногда каменистых, и на влажно-грязных берегах тех рек, по которым поднимается морской прилив,— чаще по окраинам лесов и вдоль внутреннего края мангровых зарослей, где они карабкаются на деревья и кустарники. Реже флагеллярии обитают вдоль берегов рек в горах на высоте до 1500 м над уровнем моря. По мнению Т. Ньюела, плоды флагеллярии расселяются также и человеком, поскольку она широко им используется и довольно часто растет вдоль дорог. Возможно также, что в какой-то степени плоды переносят и птицы.

Наиболее широко распространена и известна *флагеллярия индийская* (F. indica, рис. 187), встречающаяся в Индии, Таиланде, на полуострове Малакка и на островах Мадагаскар, Маскаренские, Сейшельские, Шри-Ланка, Суматра, Ява, Калимантан, Сулавеси, Хайнань, Тайвань, Филиппины, Новая Гвинея, Соломоновы, а также на севере Австралии. Этот вид характеризуется дихотомически ветвящимся в верхней части стеблем, наиболее крупными, длиной до 50 см, листьями с сердцевидным основанием, внезапно переходящим в черешок длиной 3—10 мм. Цветки у него белые, густо собраны в неравновершинную метелку длиной около 30 см, с короткими извилистыми и поникающими ветвями. Плоды розовые, длиной около 6 мм, имеют гладкий эндокарпий. Близкий вид — *флагеллярия гигантская* (F. gigantea) — растет на островах Фиджи, Самоа, на архипелаге Бисмарка (остров Новая Ирландия) и, возможно, на Новой Гвинее. Отличается от флагеллярии индийской более широкосердцевидным основанием листьев, рыхло расположенными цветками в длинной (до 50 см) равновершинной метелке с длинными и прямыми ветвями. Плоды длиной 12 мм, с бороздчатым эндокарпием. Третий вид — *флагеллярия гвинейская* (F. guineensis, рис. 186) — эндемичен для западного и восточного побережий тропической Африки; в Западной Африке он известен от Берега Слоновой Кости до Южной Нигерии, а на восточном побережье — от прибрежных лесов Кении до Ист-Лондона на востоке Капской провинции ЮАР. Стебли у этой флагеллярии не ветвятся. Листья у нее сидячие, длиной 10—20 см и шириной 1,5—3 см. Цветки желтые, собраны в неравновершинную метелку, длиной 6—10 см, с прямыми ветвями. Плоды ярко-красные.

Флагеллярия, особенно азиатские виды, довольно широко используется местными жителями. Стебли ее идут на изготовление корзин как менее ценный заменитель ротанговой пальмы. Молодые стебли и ветви поедаются в сыром виде, а наряду с листьями употребляются для мытья волос. Листья и корни применяются как лекарственное средство. По сообщению Е. Христоферсена (1935), на острове Самоа стебли флагеллярии иногда используют при сооружении домов в качестве опоры, к которой прикрепляется солома.

СЕМЕЙСТВО ЖУАНВИЛЕЕВЫЕ (JOINVILLEACEAE)

Монотипное пантропическое семейство жуанвилеевых состоит из одного рода *жуанвилея* (Joinvillea) и 2 видов, широко распространенных в тропических лесах Юго-Восточной Азии от острова Суматра через полуостров Малакка и северную часть острова Калимантан до островов Палаван и Холо (Филиппины), а также на Новых Гебридах, атолле Каролайн, Соломоновых островах, в Новой Каледонии, на Фиджи, в Западном Самоа и на Гавайских островах.

Жуанвилеевые прежде объединялись с семейством флагеллариевых, но в 1970 г. английские ботаники А. Смит и П. Томлинсон на основании морфологии и анатомии вегетативных органов, а также строения пыльцы предложили выделить жуанвилею в особое семейство, что было принято современными учеными (А. Л. Тахтаджян, 1980; А. Кронквист, 1981, и др.). Жуанвилеевые отличаются от флагеллариевых прежде всего прямостоячим, разделенным на узлы и междоузлия стеблем, складчатыми листьями без усиковидной верхушки.

Жуанвилеевые представляют собой многолетние травы с коротким и толстым симподиальным корневищем, покрытым чешуйками и несущим на своих концах по нескольку почек возобновления. Своим внешним обликом и некоторыми особенностями строения, как, например, эпидермальных клеток листа, устьиц и пыльцевых зерен, жуанвилеевые напоминают злаки. Стебли у них мощные и крепкие, прямостоячие, неветвистые, вальковатые или билатерально сплюснутые, голые, часто в числе нескольких, высотой 1,5—5,5 м и диаметром 0,4—1,4 см. Они густо облиствены, состоят из полых междоузлий длиной 2—14 см и заполненных тканями узлов (как у злаков) и не имеют вторичного утолщения. Нарастание стебля в высоту идет от его основания. Стебель почти полностью, как футляром, покрыт длинными (2—14 см), незамкнутыми, жесткими и голыми влагалищами листьев. Влагалища внезапно расширяются в пластинку листа, и в месте перехода наблюдаются маленький пленчатый язычок и 2 ушка (наподобие злаков). Ушки тоньше влагалищ, продолговатые, с закругленной или острой верхушкой, или они шиловидные, длиной 0,6—9 см. Пластинка листа линейно-ланцетная, дорсивентральная, на абаксиальной стороне вогнутая, имеет в длину 35—100 см и в ширину 4,5—20 см. Она цельно-

крайная, складчатая благодаря наличию нескольких сильно выступающих с обеих сторон, крупных и густо расположенных жилок параллельного жилкования — наблюдается по 14—30 продольных «складок» на пластинке. В почкосложении пластинки листа также складчатые. На верхушке листья острые или довольно часто сужены в длинное остроконечие, но лишены усиков. Листья и стебли жуанвилеи грубые и жесткие, что вызвано обильным содержанием в них кремнезема. Листья, кроме того, с одной или обеих сторон густо покрыты крепкими щетинками и жесткими нитевидными волосками. В корнях же кремнезем образует значительные скопления в виде тел, заполняющих всю полость клеток, расположенных снаружи от механических волокон, окружающих тесно сближенные проводящие пучки. Устьица жуанвилеи парацитные (М. А. Баранова, 1975), замыкающие клетки их граминоидного типа. Сосуды с простой или лестничной перфорацией наблюдаются во всех органах растения. Секреторные клетки отсутствуют.

Цветки актиноморфные, мелкие и малозаметные, сидячие. Они обоеполые и трехчленные, снабжены ланцетовидными, рано опадающими пленчатыми прицветничками длиной 1—4 мм. Многочисленные и расставленные цветки собраны в конечные, широкие и пирамидальные метелки длиной 10—40 см. Метелки сильно ветвятся и имеют относительно тонкие, извилистые и отклоненные ветви, густо опушенные короткими и жесткими волосками. Соцветия снабжены рано опадающими треугольными или линейными пленчатыми кроющими листьями. Кроющие листья, окружающие главный цветонос, достигают в длину 25 см, прицветники на боковых ветвях — 0,5—3 см. Цветки сидят на утолщениях конечных веточек метелки. Околоцветник чашечковидный, голый, состоит из 6 пленчатых, черепитчато расположенных в 2 круга сегментов почти равной длины; они свободные или в основании коротко сросшиеся, по краю иногда мелкореснитчатые; наружные из них уплощенные, ланцетные или от яйцевидных до округло-яйцевидных, остроконечные или острые; внутренние — продолговатые или округло-яйцевидные, вогнутые. При плодах сегменты околоцветника сохраняются.

Тычинок 6, свободных, в 2 кругах; нити тонкие, длиной 2—4 мм; пыльники продолговатые, прикреплены к нитям своим основанием, открываются латрорзно продольной щелью; в основании они стреловидные, на верхушке вдавленные, во время цветения выступают из околоцветника. Пыльцевые зерна однопоровые, граминоидного типа. Гинецей синкарпный, из 3 плодолистиков; завязь верхняя, 3-гнездная, с 1 семязачатком в каждом гнезде. Столбиков 3, коротких, свободных или в основании сросшихся; рыльца линейные, перистые, довольно длинные, во время цветения выступают из околоцветника и сохраняются при плодах.

Цветут и плодоносят жуанвилеи одновременно. Опыляются они ветром перекрестно, но может произойти и самоопыление, благодаря тому что пыльники и рыльца созревают одновременно (гомогамия) и находятся в это время на одном уровне, превышая околоцветник. Кроме того, тычиночные нити и рыльца у них довольно слабые, так что под воздействием ветра они наклоняются друг к другу и пыльники при этом прикасаются к поверхности рылец, осуществляя автогамию. Т. Ньюел (1969) считает, что опылителями ее, кроме ветра, могут быть и пчелы, которых он находил на цветках этого растения.

Плоды костянковидные, нераскрывающиеся, более или менее трехгранные, они тускло- или ярко-красные, красно-оранжевые или коричнево-черные, содержат по 2—3 семени в каждом гнезде; экзокарпий плодов тонкий и мясистый, эндокарпий очень твердый и напоминает кость. Семена шаровидные или яйцевидные, диаметром 1,5—2 мм, с перепончатой оболочкой; они снабжены обильным мучнистым эндоспермом, окружающим маленький чечевицевидный зародыш. По мнению Г. Ридли (1930), семена распространяются птицами. Т. Ньюел (1969), однако, пишет, что он никогда не видел птиц на жуанвилее и не знает из сообщений в печати, чтобы их видел там кто-либо другой. С его точки зрения плоды жуанвилеи распространяются с помощью штормовых ветров. Плоды не имеют специальных приспособлений к анемохории, но они, как считает Ньюел, достаточно легкие для переноса ветром, дующим с большой силой. Семена хорошо прорастают в сухой период через 6 недель после созревания; в воде они сразу же тонут.

Обитают жуанвилеи в тропических дождевых лесах и светлых лесах на влажных, но не заболоченных почвах, а также по окраинам лесов, преимущественно в удаленных от моря районах, и в горах — на хребтах и водоразделах, где поднимаются до высоты 1600—1920 м над уровнем моря. *Жуанвилея борнейская* (J. borneensis) растет в северной части острова Суматра, на полуострове Малакка, на севере острова Калимантан и на Филиппинах (острова Палаван, Холо), возможно, на атолле Каролайн. Эта мощная трава встречается вдоль дорог, на окраинах лесов и в других довольно открытых местах с хорошо дренированной почвой, на высоте 50—1920 м над уровнем моря. Она часто является пионером в зарастании нарушенных человеком растительных сообществ. По облику она напоминает тростник. Листья ее на верхушке суживаются в длинное остроконечие,

по краям, а часто и по обеим поверхностям они шероховатые от густо усаженных коротких щетинок. Близкий вид *жуанвилея Годишо* (J. gaudichaudiana) известен на Соломоновых островах, Новых Гебридах, Новой Каледонии, Фиджи, Западном Самоа, Гавайских островах и на атолле Каролайн. Это довольно редкое растение встречается во влажных лесах и затененных местах на горных хребтах и вдоль пересыхающих (временных) рек и потоков на высоте 300—1600 м над уровнем моря. Листья этой жуанвилеи снабжены редкими щетинками только на адаксиальной стороне; плоды имеют в диаметре 4,1—5,8 см, столбик при них не сохраняется.

СЕМЕЙСТВО РЕСТИЕВЫЕ (RESTIONACEAE)

В некоторых районах Южной Африки и Австралии место осоковых и злаков в растительных группировках занимают травянистые растения, по строению соцветий очень похожие на осоковые, но имеющие оригинальный внешний облик, который является следствием полной или почти полной редукции листовых пластинок и большой жесткости прутьевидных стеблей, взявших на себя функцию фотосинтеза и транспирации. Это представители семейства рестиевых, к которому принадлежит около 300 видов из 30 родов. Рестиевые особенно характерны для внетропических стран южного полушария и потому мало известны жителям северного полушария. Лишь один вид этого семейства — *лептокарпус разъединенный* (Leptocarpus disjunctus) встречается к северу от экватора — во Вьетнаме и Малайзии; другой вид этого же, преимущественно австралийского рода — *лептокарпус чилийский* (L. chilensis) является единственным представителем рестиевых в Америке (Чили и Южная Аргентина).

В пределах общего ареала семейства выделяют две области, наиболее богатые родами и видами рестиевых. Одна из них — внетропическая Австралия, включая Тасманию, где известны 13 эндемичных родов этого семейства. Лишь немногие виды рестиевых заходят на остров Чатам и в Новую Зеландию, во флоре которой имеется и один эндемичный род рестиевых — *спорадантус* (Sporadanthus). Второй основной областью распространения семейства является южная оконечность Африки, выделяемая, несмотря на небольшие размеры территории, в особое Капское флористическое царство. Здесь представлены 12 эндемичных родов рестиевых, и только немногие виды этого семейства заходят отсюда в тропическую Африку (до Малави) и на юг Мадагаскара. Наиболее богатый видами (около 125) род *рестио* (Restio) встречается в обеих основных областях распространения семейства, однако в последнее время выявлено много существенных анатомических, палинологических и биохимических различий между южноафриканскими и австралийскими видами, и они, по-видимому, будут отнесены к разным родам.

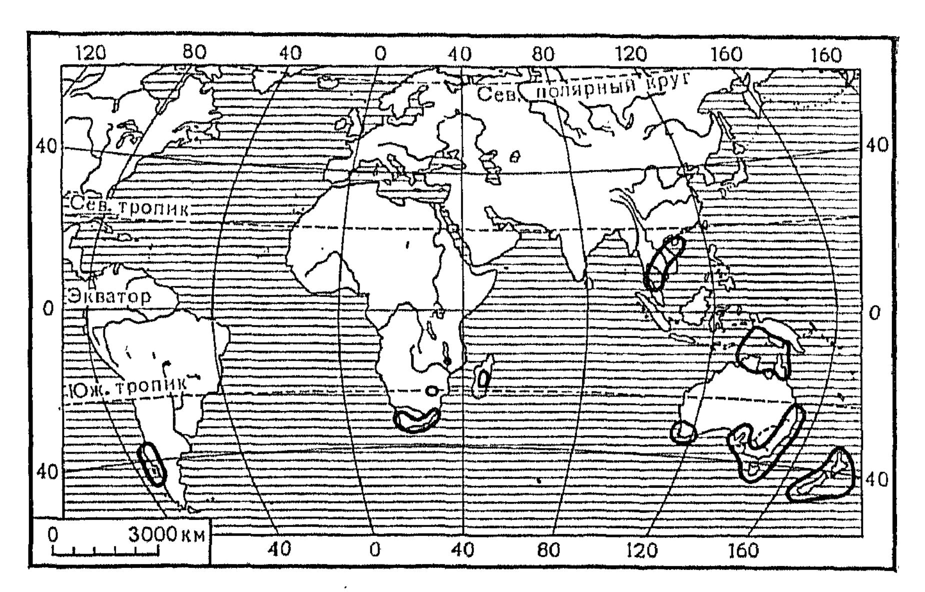
Рестиевые — многолетние травянистые растения с длинными ползучими корневищами или короткокорневищные и тогда образующие густые дерновины. Корневища обычно несут кожистые чешуевидные листья, у основания которых по 1—2 отходят придаточные корни. Лишь у западноавстралийской *дильсии* (Dielsia) корневища лишены чешуй, но покрыты густым буроватым войлоком, подобно корневищам некоторых папоротников. Надземные побеги большинства рестиевых представлены только у основания разветвленными жесткими цилиндрическими стеблями, несущими соцветия и обычно достигающими в высоту 25—100 см. Лишь у немногих видов (например, у капской *элегии мутовчатой* — Elegia verticillaris) они достигают в высоту 2 м и в толщину 4 (8) см. Виды очень обособленного австралийского рода *анартрия* (Anarthria) имеют сильно сплюснутые с боков безлистные стрелкообразные стебли, а у капского рода *антохортус* (Anthochortus) они острочетырехгранные. Удлиненные междоузлия стеблей могут быть как полыми, так и заполненными сердцевиной. У видов некоторых родов, кроме неразветвленных репродуктивных побегов, имеются еще более или менее разветвленные вегетативные побеги (например, у *рестио остроконечного* — Restio cuspidatus, рис. 188). У других видов стебли могут ветвиться во всех узлах, и в этом случае из пазух влагалищеобразных листьев могут выходить или пучки фертильных и стерильных ветвей, или только стерильные ветви. У элегии мутовчатой последние располагаются в узлах ложными мутовками и весь побег напоминает по облику побег гигантского хвоща или харовой водоросли.

Хорошо развитые мечевидные прикорневые листья, напоминающие листья ирисов, но более жесткие, имеются лишь у видов анартрии, например у *анартрии шероховатой* (Anarthria scabra, рис. 188). У других рестиевых листья обычно видоизменены в кожистые или перепончатые, долго сохраняющиеся на растении или опадающие влагалища, края которых обычно перекрываются, но, в отличие от влагалищ осоковых, не срастаются друг с другом. У некоторых родов (например, у австралийского *онихосепалума* — Onychosepalum) все узлы и расположенные на них влагалища тесно сближены у основания надземных побегов,

но обычно на побегах имеется несколько расставленных узлов и влагалищ. Более или менее редуцированные листовые пластинки, обычно шиловидной формы и часто колючие на верхушке, есть у многих рестиевых, особенно на вегетативных ветвях. У рестио остроконечного (рис. 188) и некоторых других видов этого рода на границе влагалища с пластинкой расположен перепончатый вырост — язычок, сходный с язычком злаков и некоторых водных однодольных. По строению устьиц, которые здесь так называемого граминоидного (злакового) типа, рестиевые более сходны со злаками, чем с осоковыми. Расположение влагалищеобразных листьев на стеблях у рестиевых всегда двурядное, как у злаков.

Цветки рестиевых почти всегда однополые и двудомные, хотя рудимент гинецея в мужских цветках и стаминодии в женских нередко присутствуют. Мужские и женские цветки в одних и тех же соцветиях имеются только у монотипного капского рода *филокомус* (Phylocomus), а всегда обоеполые цветки — у австралийского вида *лепиродия обоеполая* (Lepyrodia hermaphrodita). Подобно злакам и осоковым, для рестиевых очень характерны элементарные соцветия — колоски, которые обычно, в свою очередь, собраны в колосовидные, кистевидные, метельчатые или зонтиковидные общие соцветия, имеющие у своего основания, а часто и у основания своих ветвей влагалищеобразные верхушечные листья. Внешне колоски представителей этого семейства особенно похожи на колоски некоторых осоковых, например видов камыша (Scirpus). Соцветия с мужскими и соцветия с женскими цветками в пределах одного и того же вида обычно настолько отличаются по внешнему виду, что их нетрудно принять за принадлежащие разным видам и даже родам. Женские соцветия меньше разветвлены, число цветков в женских колосках обычно уменьшено, а у ряда родов (например, *харперия* — Harperia, *гиполена* — Hypolaena и др.) они имеют только один цветок. Каждый цветок в колоске располагается в пазухе перепончатой или кожистой кроющей чешуи — прицветника, а у двух родов — анартрии и лепиродии — по бокам цветков имеются еще по 2 прицветничка. Самые нижние в колоске кроющие чешуи обычно не несут в своих пазухах цветков.

Околоцветник у рестиевых перепончатый или пленчатый, обычно состоящий из 4 или 6 расположенных 2 кругами бесцветных или слабоокрашенных сегментов более или менее одинакового строения. Сегменты внутреннего круга могут срастаться у своего основания. Кроме того, у некоторых видов один из сегментов, а иногда и все сегменты этого круга



Карта 10. Ареал семейства рестиевых.

могут редуцироваться, и тогда околоцветник состоит из 3 или 5 сегментов. У австралийского рода *локсокария* (Loxocarya) околоцветник в женских цветках полностью отсутствует. У большинства родов семейства цветки актиноморфные или почти актиноморфные, однако у некоторых родов они становятся зигоморфными. Так, у капского *тамнохортуса колосоносного* (Thamnochortus spicigerus) боковые сегменты сросшегося при основании околоцветника сильно увеличены и снабжены килем, переходящим в широкий крыловидный вырост (рис. 188). У этого вида околоцветник сохраняется при плодах, играя роль летучки.

Мужские цветки рестиевых имеют 3, реже 2 тычинки, расположенные супротивно внутренним сегментам околоцветника. Тычиночные нити обычно свободные, тонкие, с одногнездными, реже двугнездными (у примитивных и в других отношениях австралийских родов анартрии, *лигинии* — Lyginia и *хопкинсии* — Hopkinsia) пыльниками, прикрепленными к нити спинной стороной и вскрывающимися интрорзно поперечной щелью. Лишь у лигинии (рис. 188) нити тычинок срастаются в нижней части, образуя колонку. У этого последнего рода, как и у некоторых других родов, имеются надсвязники в виде шипиковидного выроста. Пыльцевые зерна рестиевых имеют однопоровую оболочку и обычно очень сходны с пыльцевыми зернами злаков.

Синкарпный или паракарпный гинецей женских цветков рестиевых обычно состоит из 3 или 2 плодолистиков, лишь у родов тамнохортус и *лепидоболус* (Lepidobolus) он псевдомономерный в результате редукции переднего и одного из двух боковых гнезд первично-3-гнездной завязи. В двучленных женских цветках (например, у многочисленных видов рестио) два гнезда завязи располагаются супротивно двум наружным сегментам околоцвет-

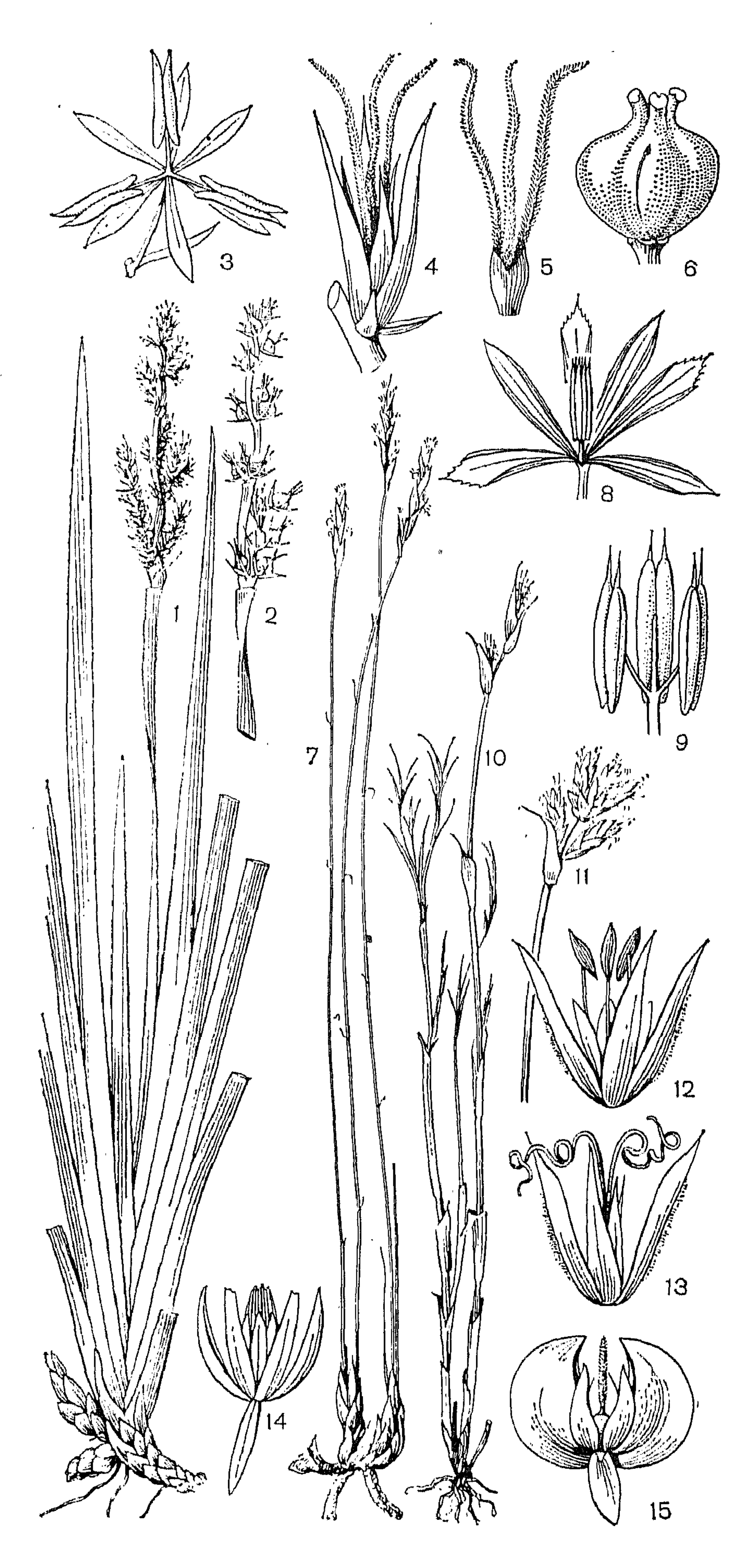


Рис. 188. Рестиевые.

Анартрия шероховатая (Anarthria scabra): *1* — общий вид мужской особи; *2* — женское соцветие; *3* — мужской цветок; *4* — женский цветок; *5* — гинецей; *6* — плод. Лигиния бородатая (Lyginia barbata): *7* — общий вид мужской особи; *8* — мужской цветок; *9* — тычинки (их нити в нижней части сросшиеся). Рестио остроконечный (Restio cuspidatus): *10* — общий вид женской особи; *11* — мужское соцветие; *12* — мужской цветок; *13* — женский цветок. Тамнохортус колосоносный (Thamnochortus spicigerus): *14* — мужской цветок (один из сегментов наружного круга околоцветника отогнут); *15* — женский цветок (передний сегмент наружного круга околоцветника отогнут).

ника. Ветви столбика обычно соответствуют числу гнезд завязи и в разной степени срастаются друг с другом. Волосистая рыльцевая поверхность находится на их внутренней стороне. Однако у некоторых родов гинецей имеет только один неразветвленный столбик, что связано или с редукцией двух гнезд завязи (у австралийского рода тамнохортус), или с полным срастанием всех ветвей столбика (например, у капской харперии). У *гиподискуса* (Hypodiscus) и *вильденовии* (Willdenowia) завязь, а позднее и плод располагаются на короткой дисковидной ножке, а у дильсии основание двухраздельного столбика пирамидообразно утолщено, как это бывает у некоторых родов осоковых. В каждом развитом гнезде гинецея имеется только один висячий ортотропный семязачаток.

У большинства рестиевых плоды —2—3-семянные коробочки, раскрывающиеся продольной щелью по выступающим в виде ребер средним жилкам плодолистиков, т. е. локулицидно. Лишь немногие роды, например элегия и лепидоболус, имеют нераскрывающиеся орехообразные плоды с одним семенем. Семена всех рестиевых сходны по строению; они содержат обильный мучнистый эндосперм, у верхушки которого располагается маленький зародыш.

Большинство рестиевых обитает на бедных питательными веществами, обычно кислых, песчаных или торфянистых почвах. Это растения преимущественно влажных открытых местообитаний, однако более или менее пересыхающих во время сухого периода года. Среди капских видов много обитателей междюнных западин на морских побережьях, а некоторые австралийские виды могут расти на солончаках и даже в условиях настоящей пустыни при почти полном отсутствии осадков. Однако ксероморфный облик свойствен всем рестиевым, даже растущим на непересыхающих болотах, что, по-видимому, объясняется историческими причинами (предки рестиевых могли расти в еще более влажных условиях) или физиологической сухостью местообитаний.

Рестиевые являются ветроопыляемыми (анемофильными) растениями, причем возможность самоопыления у большинства видов исключается за счет двудомности — расположения мужских и женских цветков на разных особях. Специальных приспособлений для распространения семян у большинства рестиевых не отмечается. Выпадающие из коробочек семена могут переноситься ветром на некоторое расстояние от материнского растения, а затем разносятся или водными потоками, или на ногах животных вместе с комочками почвы. Лишь мелкие односемянные плоды рода тамнохортус,

окутанные околоцветником с ширококрылатыми боковыми сегментами околоцветника, могут разноситься ветром на большие расстояния.

Система рестиевых пока еще недостаточно разработана, хотя их обычно делят на две группы по числу гнезд в пыльниках: *двугнезднопыльниковые* (Diplantherae) — более примитивная группа и *одногнезднопыльниковые* (Haplantherae), к которым принадлежит большинство родов семейства. В последнее время рестиевые, исключая выделяемый в особое монотипное семейство род *экдейоколея* (Ecdeiocolea), делят на 2 подсемейства: собственно *рестиевые* (Restionoideae) и *анартриевые* (Anarthrioideae), к которому принадлежит только оригинальный австралийский род анартрия (рис. 188), обладающий рядом примитивных признаков (хорошо развитые листья, присутствие прицветничков и др.).

Хозяйственное значение рестиевых незначительно. Их жесткие, безлистные или почти безлистные побеги не поедает или плохо поедает скот. Подобно тростнику, их можно использовать как покрытие для легких построек (особенно капский *хондропеталум кровельный* — Chondropetalum tectorum). В последнее время некоторые южноафриканские виды из родов элегия, хондропеталум, рестио и тамнохортус вводят в культуру в качестве декоративных растений, интересных своим своеобразным обликом.

СЕМЕЙСТВО ЭКДЕЙОКОЛЕЕВЫЕ (ECDEIOCOLEACEAE)

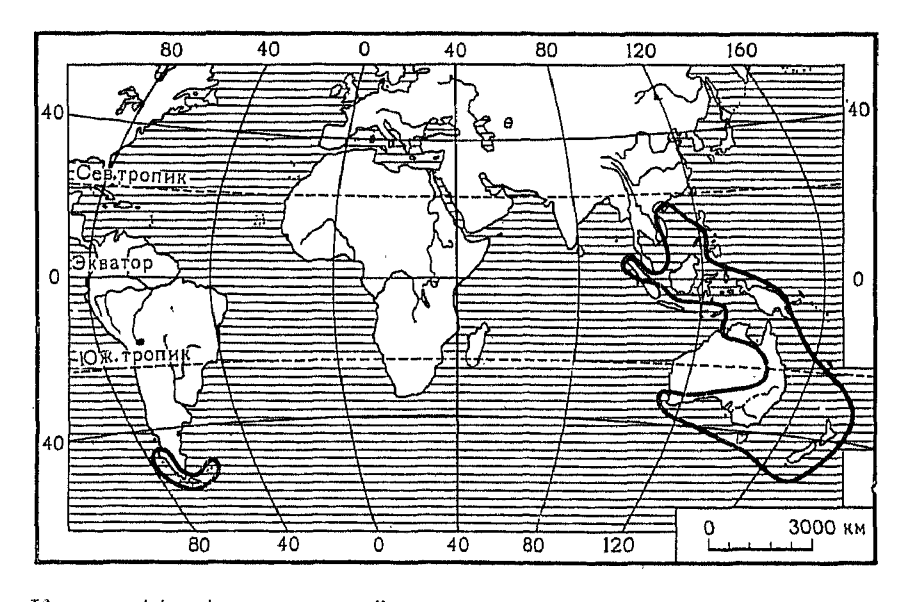
Это небольшое семейство, состоящее из одного монотипного рода *экдейоколея* (Ecdeiocolea), эндемично для Юго-Западной Австралии. Прежде этот род включался в состав семейства рестиевых, но в 1965 г. английские ботаники Д. Катлер и Г. Эйри Шоу придали ему ранг самостоятельного семейства.

Экдейоколея одноколосая (E. monostachya) представляет собой многолетнюю, похожую по облику на ситник, ксерофильную, голую траву с ползучим корневищем, покрытым чешуевидными влагалищами и многочисленными нитевидными придаточными корнями. Стебли у нее многочисленные, прямостоячие, крепкие, простые и тонкие, высотой от 40 до 60 см (редко до 1,5 м), внутри полые, типа соломины. Они серовато-зеленые, цилиндрические, в основании несколько утолщены и по всей длине имеют довольно глубокие продольные борозды, практически лишены листьев и выполняют функцию фотосинтеза. В основании стебли несут несколько коричневых, черепитчато расположенных, замкнутых листовых влагалищ длиной 7,5—10 см, верхнее из которых удлиняется и поднимается почти до верхушки стебля. Листовая пластинка редуцирована до чешуйчатого или листовидного дорсивентрального зачатка, большею частью длиной 0,5—1 см и шириной от 2 мм и более. В стеблях экдейоколеи хорошо развита склеренхима в виде волокон и склереид, а также аэренхима. Во влагалищах листьев наблюдаются воздухоносные каналы, расположенные между проводящими пучками. Устьица парацитные, причем их замыкающие клетки граминоидного типа. Сосуды встречаются во всех органах, членики их с простой или преимущественно лестничной перфорацией. Соцветие расположено на конце стебля и имеет вид одиночного, густого, конического или цилиндрического колоса длиной большей частью 1,8—2,5 см и шириной 0,7—1 см. Колос состоит из многочисленных, густо черепитчато расположенных, твердых, темно-коричневых и блестящих чешуевидных брактей, или прицветников. Прицветники яйцевидные, тупые или закругленные, длиной около 5 мм, по виду напоминают колосковые чешуи злаков. В пазухе каждого прицветника, кроме 2—3 самых нижних, располагается по 1 сильно уплощенному цветку. Цветки однополые, собраны в однополые колосья, находящиеся на разных растениях. Экдейоколея считается двудомной, но английский ботаник Г. Бентам (1878) сообщает, что он находил в одном колосе как мужские, так и женские цветки; по-видимому, она может быть и однодомной. Околоцветник простой, чашечковидный, не превышает прицветника, состоит из 6 свободных, пленчатых, голых или близ верхушки слабоволосистых сегментов, расположенных в 2 круга. Наружные сегменты околоцветника уплощенно лодочковидно согнутые, широкие; внутренние — узкие и вогнутые. В мужских цветках имеются 3—4 тычинки, супротивные внутренним сегментам околоцветника; внешний круг тычинок почти полностью утрачен. Тычинки не превышают околоцветник; нити их тонкие, свободные, относительно короткие. Пыльники состоят из двух отдельных, не соединенных вместе гнезд, прикрепляющихся к тычиночной нити на середине спинки; они интрорзные, раскрываются продольной щелью. Пыльцевые зерна однопоровые, граминоидного типа. В мужских цветках имеется рудиментарная завязь, а в женских цветках наблюдаются 3 очень маленьких стаминодия. Гинецей синкарпный, состоит из 2 плодолистиков; завязь верхняя, 2-гнездная, содержит в каждом гнезде по 1 висячему семязачатку. Столбиков 2, коротких и свободных, переходящих в длинные рыльца. Экдейоколеи опыляются, вероятно, ветром. Ее плоды до сих пор неизвестны. Обитает экдейоколея в речных долинах.

СЕМЕЙСТВО ЦЕНТРОЛЕПИСОВЫЕ (CENTROLEPIDACEAE)

Небольшое семейство центролеписовых объединяет 3 рода и около 35 видов, распространенных главным образом в Австралии, Тасмании и Новой Зеландии. Около 6 видов этого семейства распространено на Новой Гвинее, Зондских и Филиппинских островах, в Индокитае и на острове Хайнань, а 1 вид известен на юге Южной Америки (Огненная Земля) и на Фолклендских островах. Самый крупный и наиболее распространенный род *центролепис* (Centrolepis) насчитывает 26 видов, встречающихся почти по всему ареалу семейства, кроме Южной Америки. Наибольшее количество — 20 эндемичных видов этого рода — сосредоточено в Австралии и Тасмании, 3 вида — в Новой Зеландии и только 3 вида встречаются на остальной части ареала рода. Второй род — *гаймардия* (Gaimardia) — включает 2 вида, один из которых — *гаймардия щетинолистная* (G. setacea) — растет в Тасмании, Новой Зеландии и Новой Гвинее, второй вид — *гаймардия южная* (G. australis) — известен только на Фолклендских островах и Огненной Земле. Единственный вид третьего монотипного рода *афелия* (Aphelia) — *афелия сытевидная* (A. cyperoides) — встречается в Южной Австралии и Тасмании.

Центролеписовые — мелкие многолетние или однолетние травы высотой до 10, реже 15, иногда всего 0,3—0,8 см. По внешнему облику они похожи на злаки, осоковые и ситниковые, а некоторые даже напоминают мхи. Однолетняя афелия сытевидная и однолетние виды центролеписа, например *центролепис наименьший* (Centrolepis minima), образуют небольшие пучкообразные розетки, состоящие из прикорневых листьев и одиночного безлистного стебля — цветочной стрелки, которая обычно выше листьев. Довольно часто цветущие стебли окрашены в ярко-красный цвет. У самых маленьких, похожих на мох *центролеписа карликового* (C. humillima) из Западной Австралии и *центролеписа Муррея* (C. murrayi) из Южной Австралии стрелка отсутствует и сидячие соцветия полностью скрыты дуговидно изогнутыми шиловидными листьями длиной всего 3—8 мм. Многолетняя гаймардия, как и многолетние виды центролеписа, например новозеландские *центролепис бледный* (C. pallida) и *центролепис реснитчатый* (C. ciliata), а также широко распространенный в горах Австралии и ряда островов Малезии *центролепис пучковатый* (C. fascicularis) имеют многочисленные ветвистые, густо облиственные стебли, ветви которых могут укореняться. Эти виды образуют подушки диаметром обычно 10—30 см, а у гаймардии щетинолистной — до 1 м. Увеличение размера подушек идет за счет центробежного роста стеблей. При этом центральная, более старая часть подушки может отмирать и разрушаться, в результате чего подушка приобретает необычную форму кольца (например, у центролеписа пучковатого и *центролеписа филиппинского* — C. philippinensis), напоминающего «ведьмины кольца» некоторых европейских грибов и плаунов.



Карта 11. Ареал семейства центролеписовых.

Листья центролеписовых узколинейные, обычно нитевидные, щетиновидные или шиловидные, длиной 0,3—6,7 см и шириной 0,1—0,7 см. Они довольно жесткие, вальковатые, сплюснутые или желобчатые, голые или опушенные белыми многоклеточными волосками. На верхушке листья могут быть тупыми или острыми, иногда с длинным прозрачным острием. При основании они расширены в хорошо заметное открытое перепончатое влагалище, иногда снабженное в месте перехода в пластинку язычком или ушками. У однолетних видов все листья прикорневые и собраны в виде розетки. У многолетних видов они очередные и довольно густо расположены на стеблях. Устьица парацитные, причем замыкающие их клетки граминоидного типа. Сосуды имеются во всех органах растения; членики их с лестничной перфорацией.

Цветки центролеписовых однополые и однодомные. Они очень мелкие, сидячие, лишены околоцветника. Мужские цветки представлены одной тычинкой с длинной нитью и продолговатым или линейным одногнездным пыльником. Пыльники прикреплены к нити спинной стороной, обычно близ ее середины (качающиеся), но у афелии — почти у основания пыльника; раскрываются они интрорзно продольной щелью. Пыльцевые зерна имеют однопоровую оболочку и обычно граминоидного типа. Строение женских цветков еще недостаточно изучено.

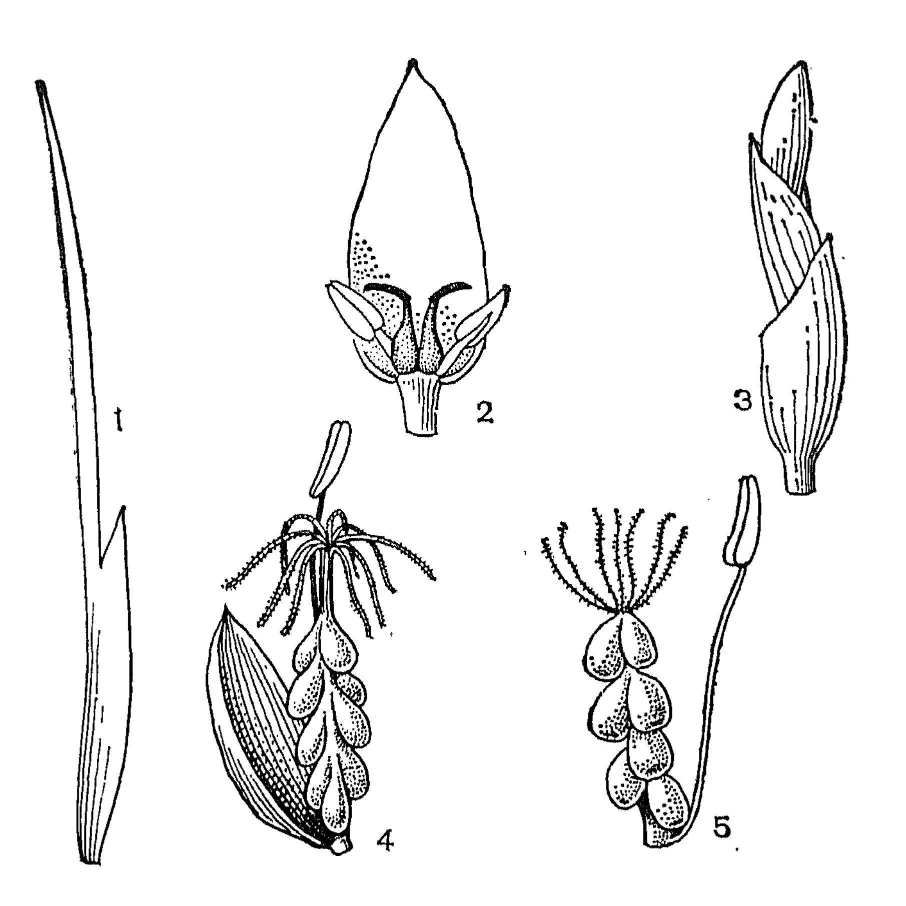


Рис. 189. Центролеписовые.

Гаймардия щетинолистная (Gaimardia setacea): *1* — лист; *2* — элементарное соцветие; *3* — общее колосовидное соцветие. Центролепис Муррея (Centrolepis murrayi): *4* — элементарное соцветие. Центролепис голый (C. glabra): *5* — элементарное соцветие.

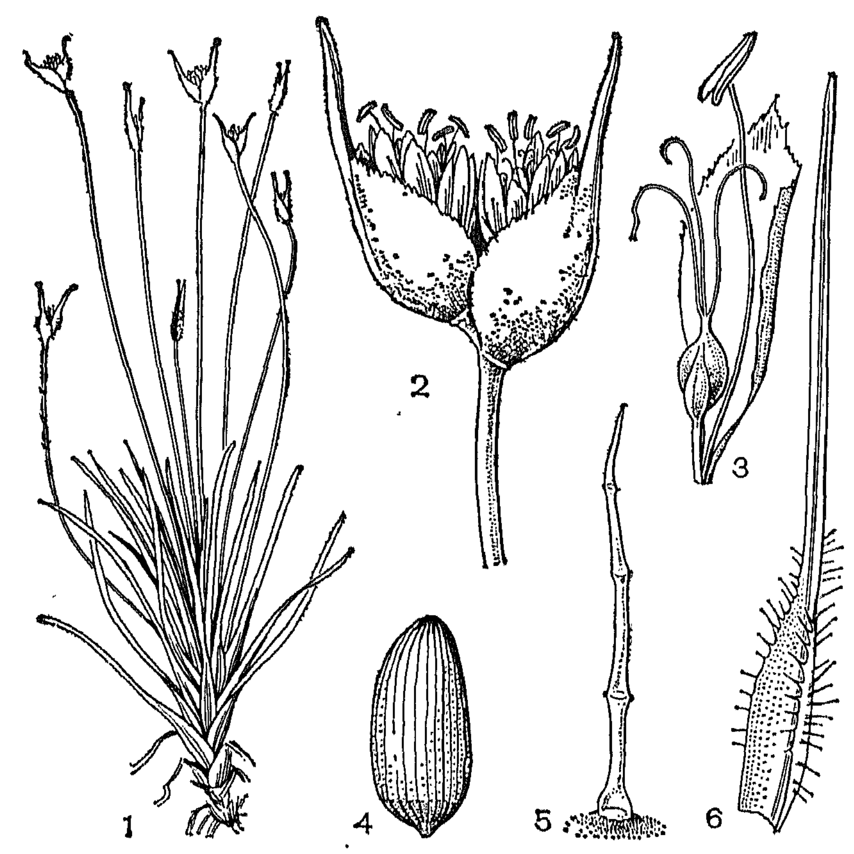
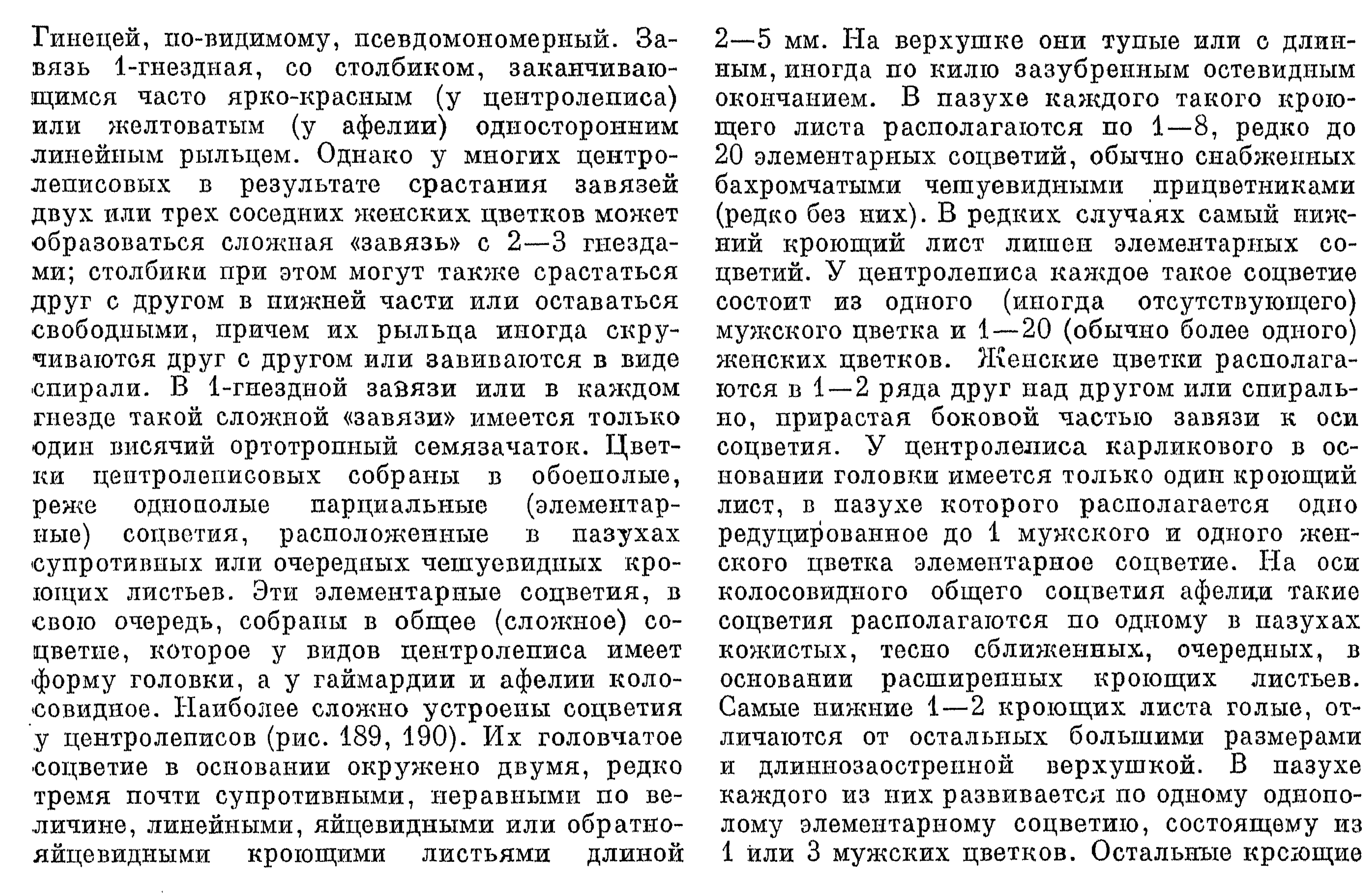


Рис. 190. Центролепис пучковатый (Centrolepis fascicularis):

1 — общий вид; *2* — сложное головчатое соцветие; *3* — элементарное соцветие с одним мужским и тремя сросшимися женскими цветками; *4* — плод; *5* — членистый волосок; *6* — лист.



Гинецей, по-видимому, псевдомономерный. Завязь 1-гнездная, со столбиком, заканчивающимся часто ярко-красным (у центролеписа) или желтоватым (у афелии) односторонним линейным рыльцем. Однако у многих центролеписовых в результате срастания завязей двух или трех соседних женских цветков может образоваться сложная «завязь» с 2—3 гнездами; столбики при этом могут также срастаться друг с другом в нижней части или оставаться свободными, причем их рыльца иногда скручиваются друг с другом или завиваются в виде спирали. В 1-гнездной завязи или в каждом гнезде такой сложной «завязи» имеется только один висячий ортотропный семязачаток. Цветки центролеписовых собраны в обоеполые, реже однополые парциальные (элементарные) соцветия, расположенные в пазухах супротивных или очередных чешуевидных кроющих листьев. Эти элементарные соцветия, в свою очередь, собраны в общее (сложное) соцветие, которое у видов центролеписа имеет форму головки, а у гаймардии и афелии колосовидное. Наиболее сложно устроены соцветия у центролеписов (рис. 189, 190). Их головчатое соцветие в основании окружено двумя, редко тремя почти супротивными, неравными по величине, линейными, яйцевидными или обратнояйцевидными кроющими листьями длиной 2—5 мм. На верхушке они тупые или с длинным, иногда по килю зазубренным остевидным окончанием. В пазухе каждого такого кроющего листа располагаются по 1—8, редко до 20 элементарных соцветий, обычно снабженных бахромчатыми чешуевидными прицветниками (редко без них). В редких случаях самый нижний кроющий лист лишен элементарных соцветий. У центролеписа каждое такое соцветие состоит из одного (иногда отсутствующего) мужского цветка и 1—20 (обычно более одного) женских цветков. Женские цветки располагаются в 1—2 ряда друг над другом или спирально, прирастая боковой частью завязи к оси соцветия. У центролеписа карликового в основании головки имеется только один кроющий лист, в пазухе которого располагается одно редуцированное до 1 мужского и одного женского цветка элементарное соцветие. На оси колосовидного общего соцветия афелии такие соцветия располагаются по одному в пазухах кожистых, тесно сближенных, очередных, в основании расширенных кроющих листьев. Самые нижние 1—2 кроющих листа голые, отличаются от остальных большими размерами и длиннозаостренной верхушкой. В пазухе каждого из них развивается по одному однополому элементарному соцветию, состоящему из 1 или 3 мужских цветков. Остальные кроющие

листья (их 5—16) зеленые, жестко- и коротковолосистые, на верхушке острые. Они заключают или по одному однополому элементарному соцветию, редуцированному до одного женского цветка, или по одному обоеполому соцветию, состоящему из одного мужского и одного женского цветка. Каждое такое соцветие у афелии обычно снабжено 1—2 пленчатыми чешуевидными прицветниками.

У гаймардии (рис. 189) общее колосовидное соцветие более упрощено, и на его оси имеется всего 3 очередных, последовательно уменьшающихся (длиной от 3 до 1 мм), чешуевидных, кроющих листа, в пазухе каждого из которых помещается по одному обоеполому элементарному соцветию. У гаймардии щетинолистной чаще всего верхний и реже средний кроющие листья лишены элементарных соцветий, а у гаймардии южной во всем общем соцветии имеется только 1 элементарное соцветие, находящееся в пазухе нижнего кроющего листа. Элементарное соцветие гаймардии содержит 2 свободных мужских цветка и 2 женских цветка, полностью сросшихся завязями друг с другом. Плоды центролеписовых мелкие, сухие, с пленчатым околоплодником (перикарпием), раскрывающиеся продольно наружной щелью или двумя створками (у гаймардии южной). Семена длиной 0,5—1 мм, эллипсоидальные, яйцевидные или обратнояйцевидные, с ячеистой поверхностью. В семенах имеются обильный мучнистый эндосперм и маленький обратноконический или щитковидный зародыш.

Центролеписовые обитают преимущественно в субальпийском или альпийском поясе гор на высоте от 2000 до 4000 м над уровнем моря, реже в низкогорьях и на равнинах. Обычно они встречаются группами на открытых и более или менее влажных местообитаниях: скалах, болотах, болотистых лужайках, песчаных и глинистых склонах, берегах водоемов (в том числе морских лагун), иногда на рисовых полях. Некоторые виды центролеписа растут в песчаных пустынях Австралии.

Биологические особенности центролеписовых еще недостаточно изучены. Все они — ветроопыляемые растения, хотя, вероятно, могут и самоопыляться. Одни центролеписы начинают цвести в сентябре, другие — в декабре — марте и плодоносят, соответственно, в ноябре или с января по апрель. Афелия цветет в октябре — декабре, гаймардия — в ноябре — декабре.

ПОРЯДОК ГИДАТЕЛЛОВЫЕ (HYDATELLALES)

СЕМЕЙСТВО ГИДАТЕЛЛОВЫЕ (HYDATELLACEAE)

Небольшое семейство гидателловых было выделено только в 1976 г. немецким ботаником У. Хаманном, а порядок гидателловые был установлен А. Кронквистом в 1980 г. До этого принадлежащие к нему роды *тритурия* (Trithuria) с 3 австралийскими видами и *гидателла* (Hydatella) с 4 видами (из них 2 австралийских, 1 тасманский и 1 новозеландский) присоединяли в качестве особой трибы к другому небольшому семейству однодольных — центролеписовым. Оказалось, однако, что анатомические, эмбриологические и палинологические различия между этими родами и другими центролеписовыми настолько велики, что сейчас эти семейства не считают близкородственными и гидателловые выделяют в особый порядок.

Гидателловые — очень мелкие однолетние травы с собранными в прикорневую розетку нитевидными или шиловидными листьями без сколько-нибудь ясно выраженных влагалищ. Новозеландская *гидателла незаметная* (H. inconspicua, рис. 191) обычно не превышает 3 см. Все гидателловые обитают на илистом или песчаном дне мелководий по берегам озер, отчасти выступая из воды (тритурия) или будучи полностью погруженными в воду (гидателла). В засушливое время года мелководья обычно пересыхают и растущие на них особи гидателловых погибают. На листьях тритурии имеются устьица аномоцитного типа, а у видов гидателлы они совершенно отсутствуют, что связывается с их облигатно подводным образом жизни.

Очень мелкие, однополые и не имеющие околоцветника цветки гидателловых собраны в небольшие головкообразные соцветия, окутанные у основания 2—4(6)-пленчатыми или перепончатыми прицветниками, и расположены на тонких безлистных ножках — стрелках, часто не превышающих листья. Обычно каждое растение образует несколько стрелок с соцветиями, причем у видов тритурии эти соцветия обоеполые, а у видов гидателлы они почти всегда или мужские, или женские, но на одном и том же растении. У гидателлы мужские соцветия образуются значительно реже, чем женские, хотя последние тем не менее обильно плодоносят. Мужские цветки представлены всего лишь одной тычинкой с довольно длинной нитью и 4-гнездным пыльником, который, в отличие от центролеписовых и близких к ним семейств, прикреплен к нити своим основанием. Пыльцевые зерна гидателловых однобороздные, а не

однопоровые, как у центролеписовых. Женский цветок состоит только из гинецея, содержащего один висячий анатропный семязачаток. У тритурии завязь более или менее трехгранная, с 2—3 столбиками одинаковой длины, а плод раскрывается 2—3 створками. У гидателлы завязь почти шаровидная с (2) 3—10 столбиками разной длины, а плод нераскрывающийся. Очень оригинальны по строению столбики гидателловых: они состоят всего из одного ряда крупных клеток и потому более похожи на рыльцевые сосочки, чем на обычные столбики. Единственное семя имеет обильный, богатый крахмалом перисперм, а эндосперм состоит из немногих лишенных крахмала клеток, что является очень существенным отличием гидателловых от центролеписовых и других семейств, с которыми их прежде сближали. Зародыш гидателловых очень мелкий и слаборазвитый, линзообразный.

Биологические особенности гидателловых еще недостаточно изучены. Цветки видов тритурии, обычно возвышающиеся над поверхностью воды, по-видимому, опыляются с помощью ветра. У новозеландской гидателлы незаметной, вероятно, имеет место апомиксис, чем и объясняется значительное преобладание в ее популяциях особей только с женскими цветками и обычное присутствие в ее пыльниках только недоразвитых пыльцевых зерен. В одном из озер Новой Зеландии — Нгату на несколько сотен женских растений были собраны всего только 3 растения с одиночными мужскими соцветиями, выделявшимися своими светло-красными пыльниками среди женских соцветий. Хотя этот вид был открыт еще в 1902 г., мужские соцветия у него

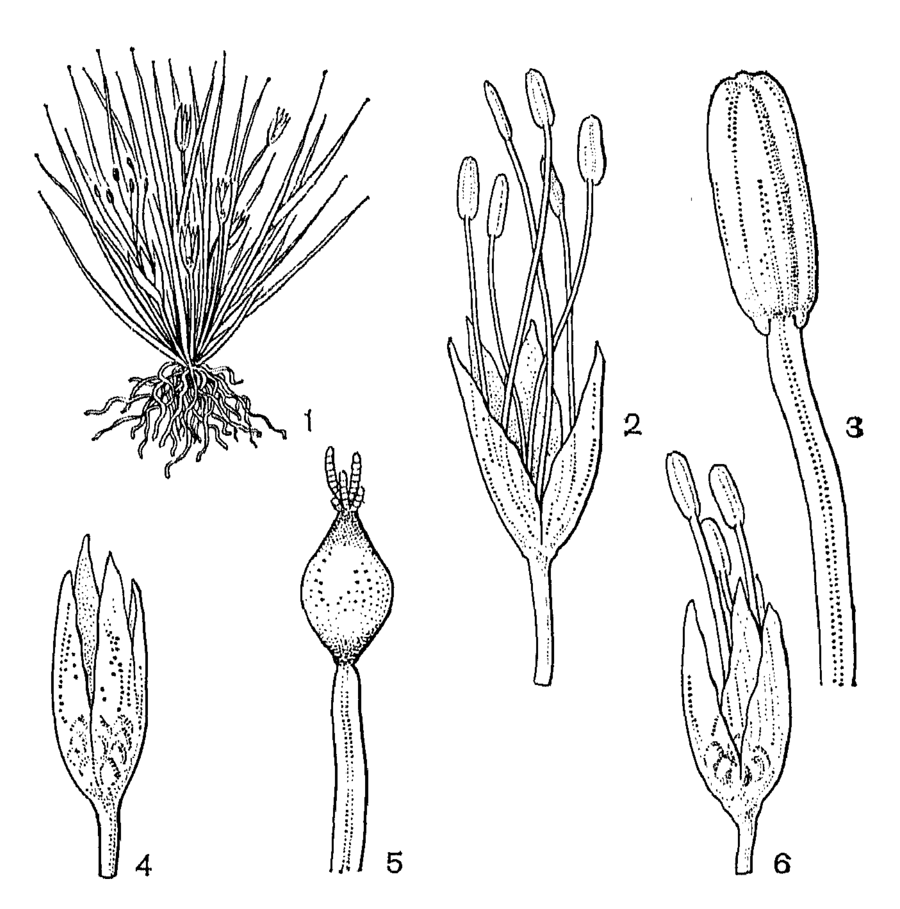


Рис. 191. Гидателла незаметная (Hydatella inconspicua):

1 — общий вид; 2 — мужское соцветие; 3 — мужской цветок; 4 — женское соцветие; 5 — женский цветок; 6 — обоеполое соцветие.

не были известны до 1966 г. Еще реже встречаются у него соцветия, содержащие цветки обоих полов (рис. 191).

Семена тритурии и нераскрывающиеся плоды гидателлы, вероятно, распространяются с помощью водных потоков, а после пересыхания мелководных участков водоемов — на ногах животных вместе с комочками почвы.

ПОРЯДОК ЗЛАКИ (POALES)

СЕМЕЙСТВО ЗЛАКИ (POACEAE, ИЛИ GRAMINEAE)

Среди всех семейств цветковых растений злаки занимают особое положение. Оно определяется не только их высокой хозяйственной ценностью, но и той большой ролью, которую они играют в сложении травянистых группировок растительности — лугов, степей, прерий и пампасов, а также саванн. К злакам принадлежат основные пищевые растения человечества — *пшеница мягкая* (Triticum aestivum), *рис посевной* (Oryza sativa) и *кукуруза* (Zea mays), а также многие другие зерновые культуры, снабжающие нас такими необходимыми продуктами, как мука и крупа. Пожалуй, не менее важным является и использование злаков в качестве кормовых растений для домашних животных. Многообразно хозяйственное значение злаков и во многих других отношениях.

Известно 650 родов и от 9000 до 10 000 видов злаков. Ареал этого семейства охватывает всю сушу земного шара, исключая территории, покрытые льдами. *Мятлик* (Poa), *овсяница* (Festuca), *щучка* (Deschampsia), *лисохвост* (Alopecurus) и некоторые другие роды злаков доходят до северного (в Арктике) и до южного (в Антарктике) пределов существования цветковых растений. Среди поднимающихся наиболее высоко в горы цветковых растений злаки также занимают одно из первых мест.

Для злаков характерна относительная равномерность их распространения на Земле. В тропических странах это семейство примерно так же богато видами, как и в странах с умеренным климатом, а в Арктике злаки занимают первое место среди других семейств по коли-

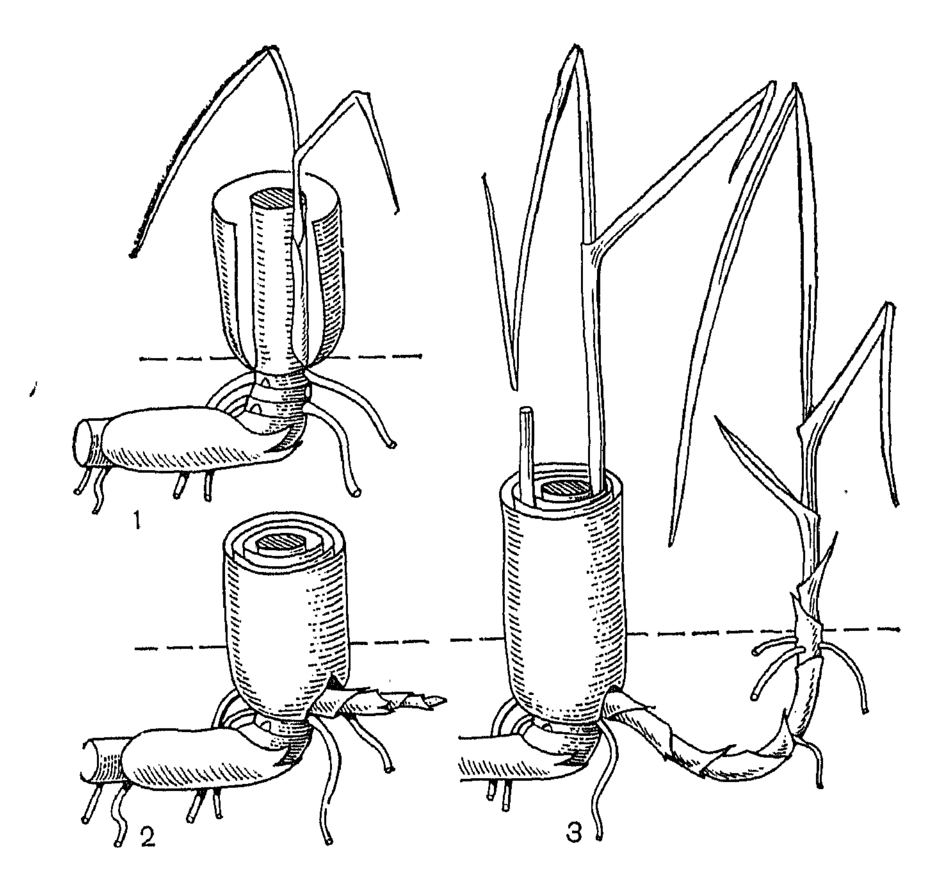


Рис. 192. Схема основных типов побегообразования у злаков:

1 — внутривлагалищное; *2* — вневлагалищное; *3* — смешанное.

честву видов. Среди злаков относительно мало узких эндемиков, однако их приводят для Австралии 632, для Индии — 143, для Мадагаскара — 106, для Капской области — 102. В СССР богаты злаками-эндемиками Средняя Азия (около 80) и Кавказ (около 60 видов).

Злаки обычно нетрудно узнать уже по внешнему облику. Они обычно имеют членистые стебли с хорошо развитыми узлами и двурядно расположенные очередные листья, разделенные на охватывающее стебель влагалище, линейную или ланцетную пластинку с параллельным жилкованием и расположенный у основания пластинки перепончатый вырост, называемый язычком или лигулой. Значительное большинство злаков — травянистые растения, однако у многих представителей подсемейства *бамбуковых* (Bambusoideae) высокие, сильно разветвленные в верхней части, с многочисленными узлами стебли сильно одревесневают, сохраняя, однако, типичное для злаков строение. У южноамериканских видов *бамбука* (Bambusa) они бывают высотой до 30 м и диаметром 20 см. У южноазиатского *дендрокаламуса гигантского* (Dendrocalamus giganteus) стебель высотой 40 м не уступает по росту многим деревьям. Среди бамбуковых известны также лазающие или вьющиеся, иногда колючие лианообразные формы (например, азиатская *динохлоа* — Dinochloa). Жизненные формы травянистых злаков также довольно разнообразны, хотя внешне они выглядят как будто одинаково. Среди злаков много однолетников, однако значительно преобладают многолетние виды, которые могут быть дерновинными или иметь длинные ползучие корневища.

Как и большинству других однодольных, злакам свойственна мочковатая корневая система, образующаяся в результате недоразвития главного корня и очень ранней замены его придаточными корнями. Уже при прорастании семени развиваются 1—7 таких придаточных корешков, образующих первичную корневую систему, но уже через несколько дней из нижних сближенных узлов проростка начинают развиваться вторичные придаточные корни, из которых обычно и слагается корневая система взрослого растения. У злаков с высокими прямостоячими стеблями (например, у кукурузы) придаточные корни могут развиваться и из узлов над поверхностью почвы, выполняя роль опорных корней.

У большинства злаков ветвление побегов осуществляется лишь у их основания, где находится так называемая зона кущения, состоящая из тесно сближенных узлов. В пазухах отходящих от этих узлов листьев образуются почки, дающие начало боковым побегам. По направлению роста последние делятся на внутривлагалищные (интравагинальные) и вневлагалищные (экстравагинальные). При формировании внутривлагалищного побега (рис. 192, *1*) пазушная почка растет вертикально вверх внутри влагалища своего кроющего листа. При таком способе побегообразования образуются очень густые дерновины, как у многих видов *ковыля* (Stipa) или у *овсяницы-типчака* (Festuca valesiaca). Почка вневлагалищного побега начинает расти горизонтально и пробивает своей верхушкой влагалище кроющего листа (рис. 192, *2*). Такой способ побегообразования особенно характерен для видов с длинными ползучими подземными побегами-корневищами, например для *пырея ползучего* (Elytrigia repens). Однако нередки случаи, когда вневлагалищные побеги быстро изменяют направление своего роста на вертикальный, вследствие чего образуются дерновины, не менее густые, чем при внутривлагалищном способе побегообразования. У многих злаков известно и смешанное побегообразование, когда каждое растение образует побеги обоих типов (рис. 192).

Ветвление стеблей в их средней и верхней части у злаков внетропических стран встречается редко и обычно только у видов со стелющимися по земле стеблями (например, у *прибрежницы* — Aeluropus). Значительно чаще его можно видеть у злаков тропиков, причем их боковые побеги обычно заканчиваются соцветиями. Дерновины таких злаков нередко напоминают по облику букеты или метлы. Осо-

бенно сильно разветвленные в верхней части стебли свойственны крупным бамбуковым, причем у них встречается даже мутовчатое расположение боковых ветвей, например у некоторых центральноамериканских видов *ческвеи* — Chusquea (рис. 193, *5*). Многие злаки со стелющимися и укореняющимися в узлах надземными побегами, например *трава бизонов* (Buchloë dactyloides) североамериканских прерий (рис. 194, *6*), могут формировать большие клоны, покрывающие почву густым ковром. У также североамериканской *муленбергии Торрея* (Muhlenbergia torreyi) и некоторых других видов такие клоны разрастаются по периферии и отмирают в середине, образуя подобие «ведьминых колец» у некоторых видов грибов.

Для многолетних злаков внетропических стран весьма характерно образование нередко очень многочисленных укороченных вегетативных побегов с тесно сближенными у их основания узлами. Такие побеги могут существовать в течение одного или нескольких лет, а затем переходить к цветению. Удлиненные репродуктивные побеги формируются из них после возникновения зачатка общего соцветия за счет быстрого вставочного роста междоузлий. При этом каждый членик побега злака растет самостоятельно под защитой листового влагалища, имея свою зону вставочной меристемы. Сердцевина в растущих междоузлиях обычно быстро отмирает, и они становятся полыми, но у многих злаков тропического происхождения (например, у кукурузы) сердцевина не только сохраняется во всем стебле, но и имеет рассеянные проводящие пучки. Заполненные сердцевиной междоузлия имеются и у многих лианоподобных бамбуковых. Иногда при переходе к удлиненному репродуктивному побегу удлиняется только самое верхнее, расположенное под соцветием междоузлие, например у *молинии голубой* (Molinia coerulea).

Как правило, стебли злаков имеют цилиндрическую форму, однако имеются и виды с сильно сплюснутыми стеблями, например широко распространенный в европейской части СССР *мятлик сплюснутый* (Poa compressa). Некоторые из нижних укороченных междоузлий стебля могут клубнеобразно утолщаться, выполняя функцию хранилища питательных веществ или воды. Эта особенность имеется у некоторых злаков-эфемероидов (например, у *ячменя луковичного* — Hordeum bulbosum), но встречается и у мезофильных луговых видов. У *мятлика дубравного* (Poa sylvicola) клубневидно утолщенными становятся укороченные междоузлия ползучих подземных побегов.

Признаки анатомического строения стебля используются в систематике злаков. Так, для большинства внетропических злаков, обычно

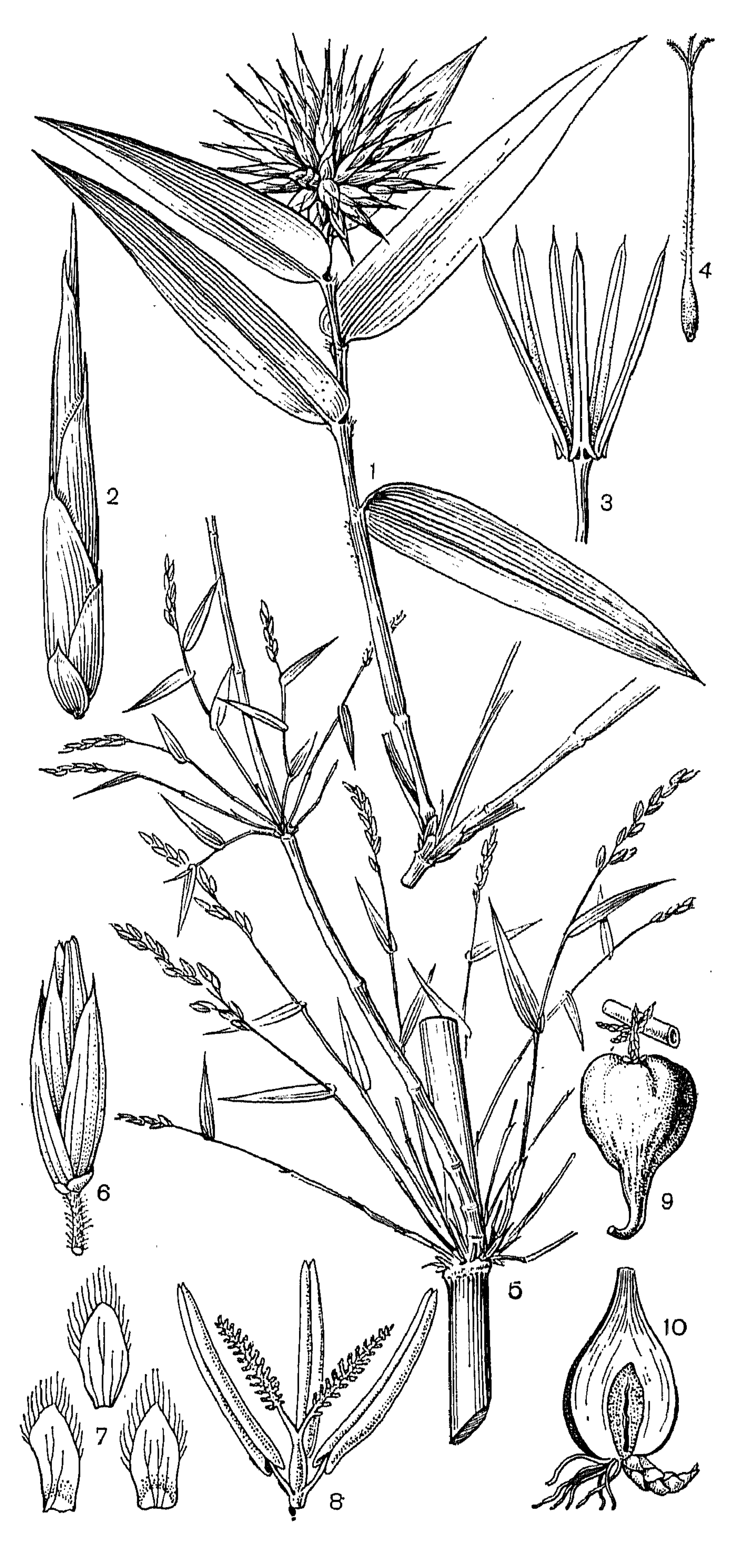


Рис. 193. Злаки: подсемейство бамбуковые.

Окситенантера абиссинская (Oxytenanthera abyssinica): *1* — цветущая ветвь; *2* — колосок; *3* — андроцей; *4* — гинецей. Ческвея многоветвистая (Chusquea circinata): *5* — цветущая ветвь; *6* — колосок; *7* — лодикулы; *8* — цветок. Мелоканна бамбуковидная (Melocanna bambusoides): *9* — плод; *10* — продольный разрез прорастающего плода.

называемых фестукоидными (от Festuca — овсяница), характерны междоузлия стеблей с широкой полостью и расположением пучков проводящей ткани в 2 круга (наружный из более мелких пучков), а для преимущественно тропических — паникоидных (от Panicum — просо) — междоузлия с узкой полостью или без нее и с расположением проводящих пучков многими кругами.

Листья злаков располагаются всегда очередно и почти всегда двурядно. Лишь у австралийского рода *микрайра* (Micraira) встречается спиральное листорасположение. Листья в виде более или менее кожистых чешуй, гомологичных листовым влагалищам, обычно имеются на корневищах, а нередко также у основания надземных побегов. У многих бамбуковых опадающие чешуевидные листья без пластинок или с очень мелкими пластинками часто расположены почти по всей длине основного побега. Чешуи имеют преимущественно защитное значение и обычно следуют за самым первым листовидным органом побега — всегда чешуевидным и обычно двукилевым предлистом.

У обычных, ассимилирующих листьев влагалище образовано разросшимся в виде охватывающего стебель футляра основанием листа и служит защитой для растущего междоузлия. Влагалища злаков могут быть как до основания расщепленными (например, у преимущественно тропических триб *просовых* — Paniceae и *сорговых* — Andropogoneae), так и сросшимися краями в трубку (у триб *костровых* — Bromeae и *перловниковых* — Meliceae). У некоторых видов степей и полупустынь (например, у *мятлика луковичного* — Poa bulbosa, рис. 195, *4*) влагалища листьев вегетативных побегов становятся запасающим органом, и побег в целом напоминает луковичку. У многих злаков отмершие влагалища нижних листьев защищают основания побегов от чрезмерного испарения или перегрева. Когда проводящие пучки влагалищ соединены между собой прочными анастомозами, у основания побегов образуется сетчато-волокнистый чехлик, характерный, например, для обычного в степях европейской части СССР *костреца берегового* (Bromopsis riparia).

Расположенный у основания листовой пластинки и направленный вертикально вверх перепончатый или тонкокожистый вырост — язычок, или лигула, по-видимому, препятствует проникновению воды, а с ней бактерий и спор грибков внутрь влагалища. Не случайно он хорошо развит у мезофильных и гидрофильных злаков, а у многих ксерофильных групп, особенно в подсемействе *полевичковых* (Eragrostoideae), видоизменен в ряд густо расположенных волосков. У большинства видов широко распространенного рода *ежовник*



Рис. 194. Злаки подсемейства полевичковых.

Змеевка растопыренная (Cleistogenes squarrosa): *1* — общий вид; *2* — змеевидно изогнутый побег при плодах; *3* — колосок. Свинорой пальчатый (Cynodon dactylon): *4* — общий вид; *5* — колосок. Трава бизонов (Buchloë dactyloides): *6* — общий вид растений с женскими цветками; *7* — общее соцветие из колосков с женскими цветками; *8* — общий вид растения с мужскими цветками; *9* — колосок с мужскими цветками.

(Echinochloa) и у североамериканского рода *неостапфия* (Neostapfia) язычок совершенно отсутствует и влагалище переходит в пластинку без ясно выраженной границы между ними. Напротив, очень длинные (2—4 см) язычки имеются у мексиканской *муленбергии хвостатой* (Muhlenbergia macroura). На верхушке влагалища по бокам от язычка у некоторых злаков (особенно у бамбуковых) имеются 2 ланцетных, часто серповидно изогнутых выроста, называемых ушками.

У значительного большинства злаков листовые пластинки имеют параллельное жилкование, линейную или линейно-ланцетную форму и соединены с влагалищем широким или лишь немного суженным основанием. Однако у рода *артраксон* (Arthraxon) и у ряда других, преимущественно тропических, родов они ланцетно-яйцевидные, а у 2 африканских родов — *филлорахиса* (Phyllorachis) и *умбертохлоа* (Humbertochloa) — даже стреловидные у основания (рис. 196, *10*). В подсемействе бамбуковых листовые пластинки, как правило, ланцетные и у основания сужены в более или менее развитый черешок. У бразильского травянистого бамбукового *аномохлоа* (Anomochloa) листовые пластинки сердцевидные и соединены с влагалищами черешком длиной до 25 см (рис. 197, *7*). Очень длинные черешки имеют также листья другого американского рода — *фарус* (Pharus), имеющие еще одну, не свойственную другим злакам особенность — перистое жилкование пластинок. У большинства бамбуковых, как и у некоторых широколистных злаков из других подсемейств, листовые пластинки имеют хорошо развитые поперечные анастомозы между параллельно проходящими основными жилками. Сильно варьируют и общие размеры листовых пластинок. У североамериканского литорального вида *монантохлое прибрежного* (Monanthochloë littoralis) пластинки густо расположенных листьев редко превышают в длину 1 см, а у южноамериканского бамбукового *невролеписа высокого* (Neurolepis elata) они длиной до 5 м и шириной 0,6 м. Очень узкие, щетиновидно вдоль сложенные или свернутые листовые пластинки имеют многие виды ковыля, овсяницы и других, обычно ксерофильных злаков. У африканского *мискантидиума щетинолистного* (Miscanthidium teretifolium) очень узкие пластинки представлены почти одной только средней жилкой.

Анатомическое строение листовых пластинок как систематический признак имеет у злаков еще бо́льшую ценность, чем анатомическое строение стеблей, и обычно бывает характерным для подсемейств и триб. В настоящее время выделяют 6 основных типов анатомического строения листовых пластинок: фестуко-



Рис. 195. Злаки трибы мятликовых.

Мятлик луговой (Poa pratensis): *1* — общий вид; *2* — колосок; *3* — нижняя цветковая чешуя. Мятлик луковичный (P. bulbosa): *4* — общий вид разновидности с вивипарными колосками; *5* — невивипарный колосок; *6*, *7* — вивипарные колоски. Овсяница валлисская, или типчак (Festuca valesiaca): *8* — общий вид; *9* — колосок.

идный, бамбузоидный (от Bambusa — *бамбук*), арундиноидный (от Arundo — *арундо*), паникоидный, аристидоидный (от Aristida — *триостренница*) и хлоридоидный или эрагростоидный (от Chloris — *хлорис* и Eragrostis — *полевичка*). Для фестукоидного типа (преимущественно внетропические трибы злаков) характерно неупорядоченное расположение хлоренхимы, хорошо развитая внутренняя (склеренхимная) и относительно слабо отграниченная от хлоренхимы наружная (паренхимная) обкладки проводящих пучков (рис. 198, *1*). Бамбузоидный тип, свойственный подсемейству бамбуковых, во многом сходен с фестукоидным, но отличается хлоренхимой, состоящей из своеобразных лопастных клеток, расположенных параллельными эпидермису рядами, а также более обособленной от хлоренхимы наружной обкладкой проводящих пучков (рис. 198, *2*). При арундиноидном типе, свойственном подсемейству *тростниковых* (Arundinoideae), внутренняя обкладка пучков слабо развита, а наружная — хорошо развита и состоит из крупных клеток без хлоропластов, клетки хлоренхимы расположены плотно и отчасти радиально вокруг пучков. Для остальных типов (преимущественно тропические подсемейства полевичковые и просовые) характерно радиальное (или венцовое) расположение хлоренхимы вокруг проводящих пучков, причем при хлоридоидном типе внутренняя (склеренхимная) обкладка пучков хорошо развита, а при паникоидном и аристидоидном типах она отсутствует или слабо развита (рис. 198, *3*).

Оказалось, что с радиальным (венцовым) расположением хлоренхимы и хорошо обособленной от нее наружной (паренхимной) обкладкой проводящих пучков связано много других физиологических и биохимических особенностей (так называемый кранц-синдром, от нем. kranz — венок), прежде всего особый способ фотосинтеза — C_4 путь фиксации углекислоты, или кооперативный фотосинтез, основанный на кооперации клеток хлоренхимы и паренхимных обкладок, выполняющих разные функции. По сравнению с обычным C_3 путем фиксации углекислоты этот путь очень экономичен в отношении расходования влаги и потому выгоден при обитании в аридных условиях. Преимущества кранц-синдрома можно видеть на примере обладающих им видов *полевички* (Eragrostis), *щетинника* (Setaria) и *скрытницы* (Crypsis) в южных районах СССР: максимум развития этих видов приходится на самое засушливое здесь время года — июль — август, когда большинство злаков заканчивает вегетацию.

По строению эпидермы листьев, особенно окремневших клеток и волосков, приведенные выше типы анатомического строения листьев

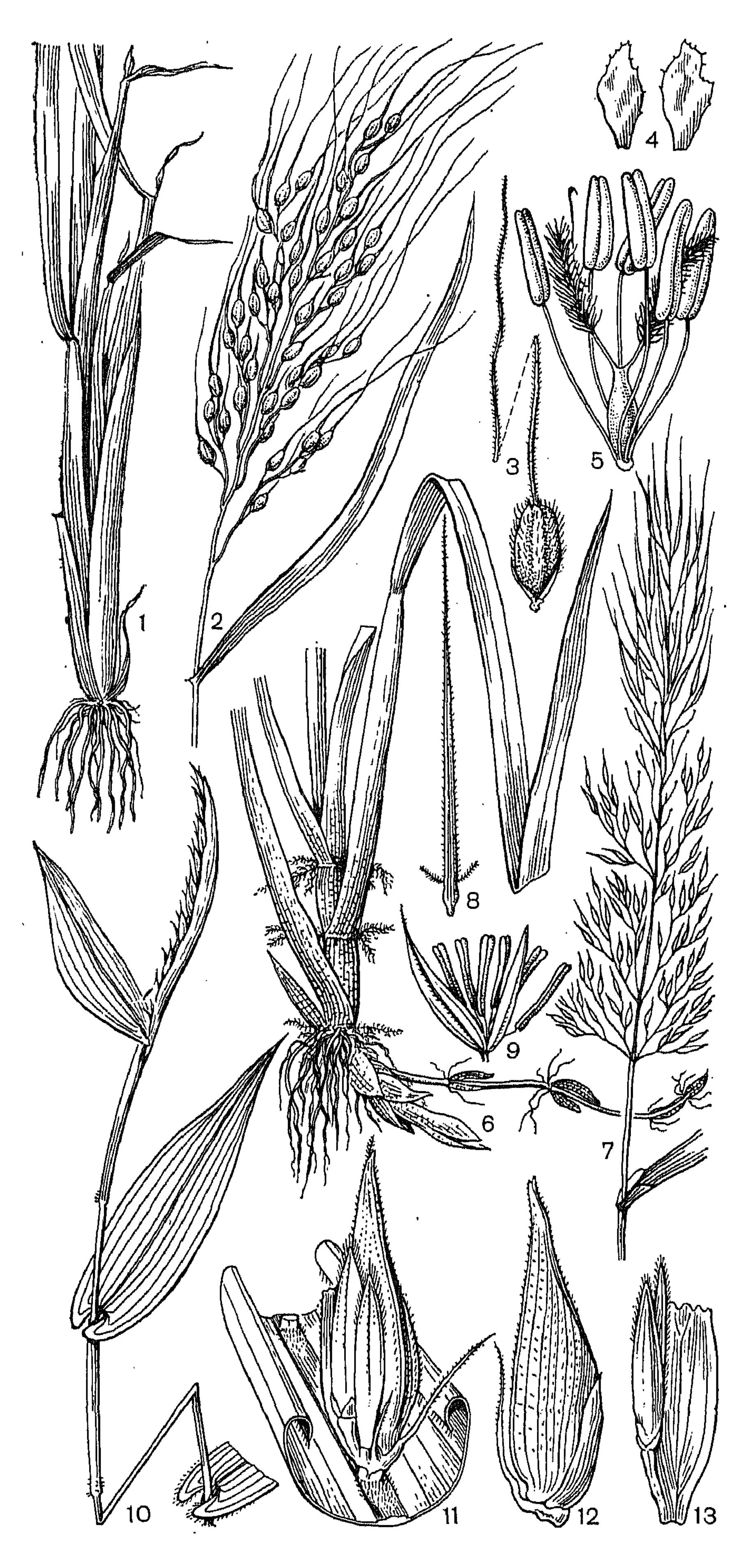


Рис. 196. Злаки подсемейства рисовых.

Рис посевной (Oryza sativa): *1* — нижняя часть побега; *2* — верхняя часть побега с общим соцветием; *3* — колосок; *4* — лодикулы; *5* — цветок. Зизания широколистная (Zizania latifolia): *6* — нижняя часть побега; *7* — общее соцветие; *8* — колосок с женским цветком; *9* — колосок с мужским цветком. Филлорахис стрелолистный (Phyllorachis sagittata): *10* — часть побега с общим соцветием; *11* — часть листовидной оси общего соцветия с группой из одного женского и двух мужских колосков; *12* — женский колосок; *13* — мужской колосок с частью оси общего соцветия.

также хорошо различаются. Очень своеобразны устьица злаков. Они парацитные, с замыкающими клетками особого, так называемого граминоидного типа. В средней части эти клетки узкие с сильно утолщенными стенками, а по концам, напротив, расширенные с тонкими стенками. Такое строение позволяет регулировать ширину устьичной щели за счет расширения или сужения тонкостенных частей замыкающих клеток.

Цветки злаков приспособлены к опылению ветром и имеют редуцированный околоцветник, тычинки с длинными гибкими нитями и повисающими на них пыльниками, длинные перистоволосистые рыльца и вполне сухие пыльцевые зерна с гладкой поверхностью. Они собраны в очень характерные для злаков элементарные соцветия — колоски, которые, в свою очередь, образуют общие соцветия различного типа — метелки, кисти, колосья или головки. Типичный многоцветковый колосок (рис. 199, *1*) состоит из оси и очередно расположенных на ней двумя рядами чешуй. Две самые нижние чешуи, не несущие в своих пазухах цветков, называются колосковыми,— нижней и верхней (обычно более крупной), а выше расположенные чешуи с цветками в их пазухах — нижними цветковыми чешуями. И те и другие гомологичны листовым влагалищам, причем нижние цветковые чешуи часто несут придатки в виде остей, которые обычно считаются гомологичными листовым пластинкам. У некоторых бамбуковых имеется более двух колосковых чешуй, а у *листоколосника* (Phyllostachys) такие чешуи часто несут небольшие листовые пластинки (рис. 200, *7*). Напротив, у некоторых травянистых злаков одна (у *плевела* — Lolium) или обе (у *влагалищецветника* — Coleanthus, рис. 201, *6*) колосковые чешуи могут полностью редуцироваться. Истинные колосковые чешуи по происхождению являются верховыми листьями, а не прицветниками (брактеями), как нижние цветковые чешуи. Однако во многих случаях (особенно в трибе просовых) редукция цветков в пазухах самых нижних цветковых чешуй делает последние очень похожими на дополнительные колосковые чешуи. Колосковые и нижние цветковые чешуи наиболее примитивных бамбуковых имеют, подобно листовым влагалищам, большое и непостоянное число жилок, которое в ходе эволюции семейства уменьшалось до 5,3 или даже 1 жилки.

Количество цветков в колосках может варьировать от очень большого и неопределенного (например, у *двуколоски* — Trachynia — до 30 цветков, рис. 201, *14*, *15*) до постоянно одного (у вейника или лисохвоста) или двух (у *аиры* — Aira). Очень примитивные многоцветковые ко-

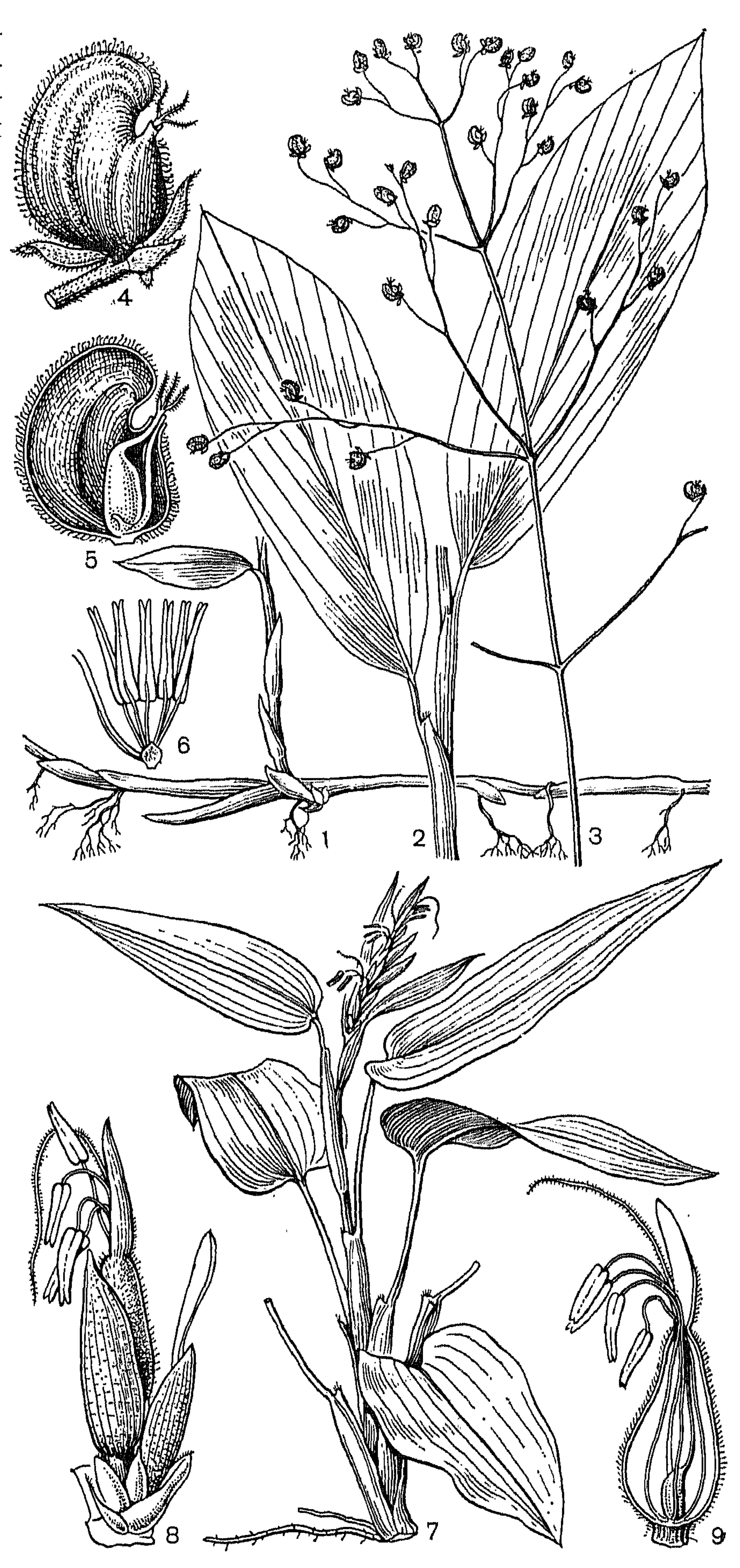
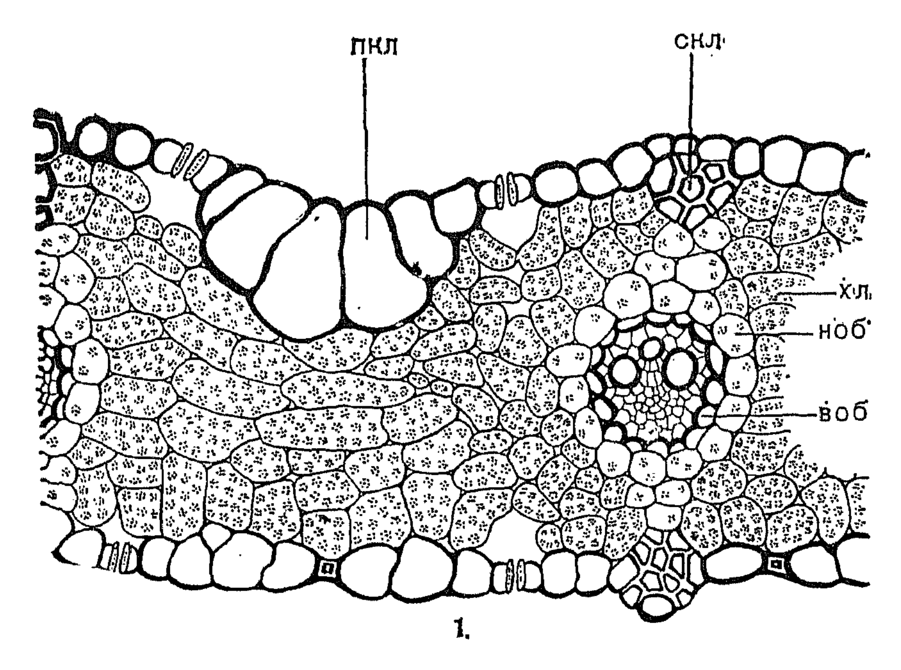
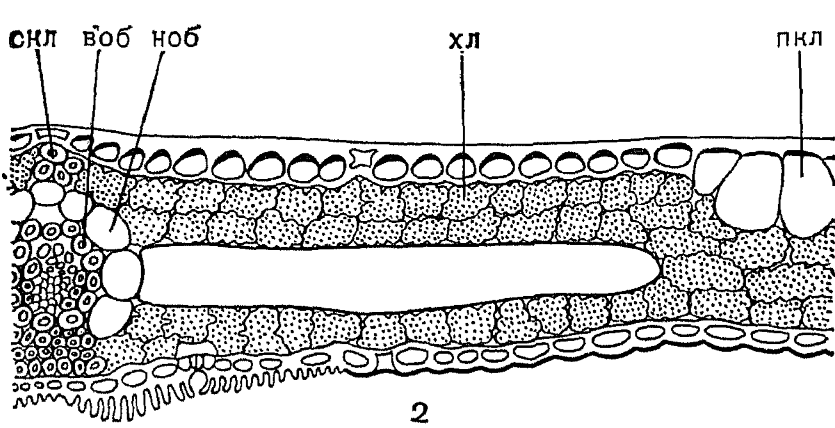


Рис. 197. Травянистые бамбуковые.

Лептаспис улитковидный (Leptaspis cochleata): *1* — основание побега; *2* — часть вегетативного побега; *3* — общее соцветие; *4* — колосок с женским цветком; *5* — продольный разрез через него; *6* — мужской цветок. Аномохлоа марантовидная (Anomochloa marantoidea): *7* — общий вид; *8* — пара колосков; *9* — продольный разрез через колосок.





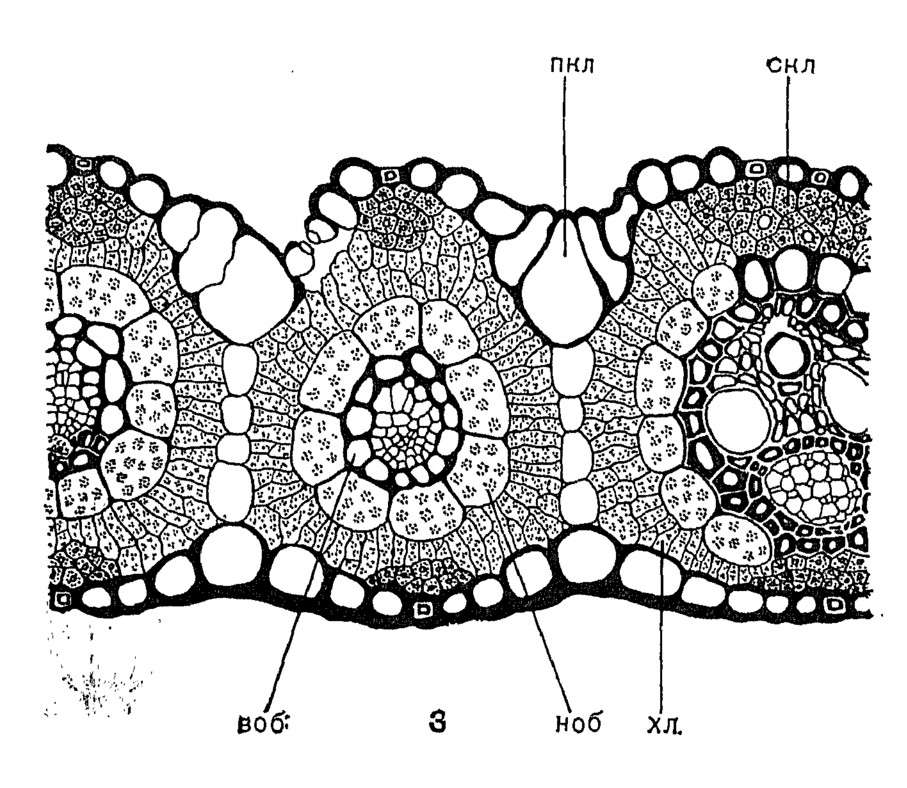


Рис. 198. Основные типы анатомического строения листовых пластинок злаков на поперечном срезе:

1 — фестукоидный; *2* — бамбузоидный; *3* — паникоидный; *хл* — хлоренхима; *воб* — внутренняя (склеренхимная) обкладка проводящего пучка; *ноб* — наружная (паренхимная) обкладка проводящего пучка; *скл* — склеренхима; *пкл* — пузыревидные клетки эпидермиса.

лоски с сильно удлиненной и часто разветвленной осью имеет китайский бамбук *многоветочник длинноколосковый* (Pleioblastus dolichanthus). Такие колоски больше похожи не на колоски, а на веточки метельчатого общего соцветия (рис. 200, *1*). Еще менее различимы колоски в общих соцветиях тропического бамбука *мелоканны* (Melocanna). У него в пазухах расставленных нижних цветковых чешуй помещаются не 1, а 2 или 3 цветка на снабженных прицветничками боковых осях. Вполне вероятно, что эволюция общих соцветий у злаков шла от таких, еще не дифференцированных на колоски общих соцветий к соцветиям с хорошо обособленными, сначала многоцветковыми, а затем одноцветковыми колосками.

Ось многоцветкового колоска обычно имеет сочленения под каждой нижней цветковой чешуей и при плодах распадается на членики. Основание нижней цветковой чешуи, срастаясь с таким члеником, образует утолщенный каллус, который может быть длинным и острым, как у ковыля. Часть колоска, включающую один цветок, цветковые чешуи и прилежащий к ним членик оси колоска нередко называют антецием. В одноцветковых колосках сочленения под нижней цветковой чешуей может не быть, и тогда колоски опадают при плодах целиком.

Общие соцветия злаков обычно имеют вид метелки, нередко очень густой и колосовидной, кисти или колоса. Лишь мелкие экземпляры двуколоски (рис. 201, *14*), видов *костра* (Bromus) и некоторых других злаков несут на верхушке стебля лишь один крупный колосок. Встречаются также очень густые, головкообразные общие соцветия, например у африканского бамбукового *окситенантеры абиссинской* (Oxytenanthera abyssinica, рис. 193, *1*) или у средиземноморских эфемеров *ежовницы* (Echinaria, рис. 201, *11*), и *песочницы* (Ammochloa, рис. рис. 201, *7*). У *колючещетинника* (Cenchrus) общее соцветие состоит из нескольких колючих головок (рис. 202, *8*, *9*). Результатом более высокой специализации общих соцветий является и упорядоченное расположение колосков по одному или группами по 2—3 на одной стороне сплюснутых осей колосовидных веточек, которые, в свою очередь, могут быть расположенными очередно или пальчато (как у *свинороя* — Cynodon, рис. 194, *4*). При таком расположении колосков, особенно характерном для триб просовых, сорговых и свинороевых, часть колосков на колосовидных веточках (обычно расположенные на ножках рядом с сидячими обоеполыми колосками) могут быть мужскими или вообще имеющими лишь рудимент цветка. У артраксона из трибы сорговых от колоска на ножке остается только ножка с едва заметным рудиментом колоска. Однополые колоски встречаются

у злаков вообще не так уж редко. В этом случае колоски с мужскими и колоски с женскими цветками могут располагаться в пределах одного и того же соцветия (у зизании — Zizania, рис. 196, *7*, *9*), в разных соцветиях одного и того же растения (у кукурузы) или на разных растениях (у *пампасской травы*, или *кортадерии Селло* — Cortaderia selloana, табл. 45, *3*, *4*).

В пазухах нижних цветковых чешуй со стороны оси колоска располагается еще одна чешуя, обычно имеющая 2 киля и более или менее заметную выемку на верхушке. Поскольку она принадлежит не оси колоска, а оси цветка и, следовательно, располагается выше основания нижней цветковой чешуи, ее называют верхней цветковой чешуей. Прежде Л. Челаковский (1889, 1894) и другие авторы принимали ее за 2 сросшихся сегмента наружного круга околоцветника, однако в настоящее время большинство авторов считают ее предлистом расположенного в пазухе нижней цветковой чешуи сильно укороченного побега, несущего цветок. У некоторых родов злаков (например, у лисохвоста) верхняя цветковая чешуя может полностью редуцироваться, а у очень оригинального американского травянистого бамбукового *стрептохеты* (Streptochaeta) она почти до основания расщеплена.

Выше верхней цветковой чешуи на оси цветка значительного большинства злаков располагаются 2 маленькие бесцветные чешуйки, называемые цветковыми пленками или лодикулами. В отношении их природы пока еще нет единого мнения. Одни авторы принимают их за рудименты одного из двух трехчленных кругов околоцветника, другие — за рудименты прицветничков. Присутствие у многих бамбуковых, а также у родов трибы ковылевых третьей, дорсальной лодикулы как будто подтверждает первую из этих точек зрения, хотя дорсальная лодикула обычно отличается по строению от двух вентральных, обычно тесно сближенных и нередко соединенных друг с другом при основании.

Строение лодикул считается важным систематическим признаком, характерным для целых триб злаков (рис. 203). Крупные чешуевидные лодикулы с проводящими пучками есть у многих бамбуковых, где они имеют преимущественно защитную функцию. У большинства же других злаков лодикулы имеют вид маленьких цельных или двулопастных чешуек, лишенных или почти лишенных проводящих пучков и в нижней половине сильно утолщенных. Предполагают, что такие лодикулы накапливают в себе питательные вещества для развития завязи, регулируют водный режим цветка и способствуют раздвиганию цветковых чешуй при цветении. Обычно различают 4 основных

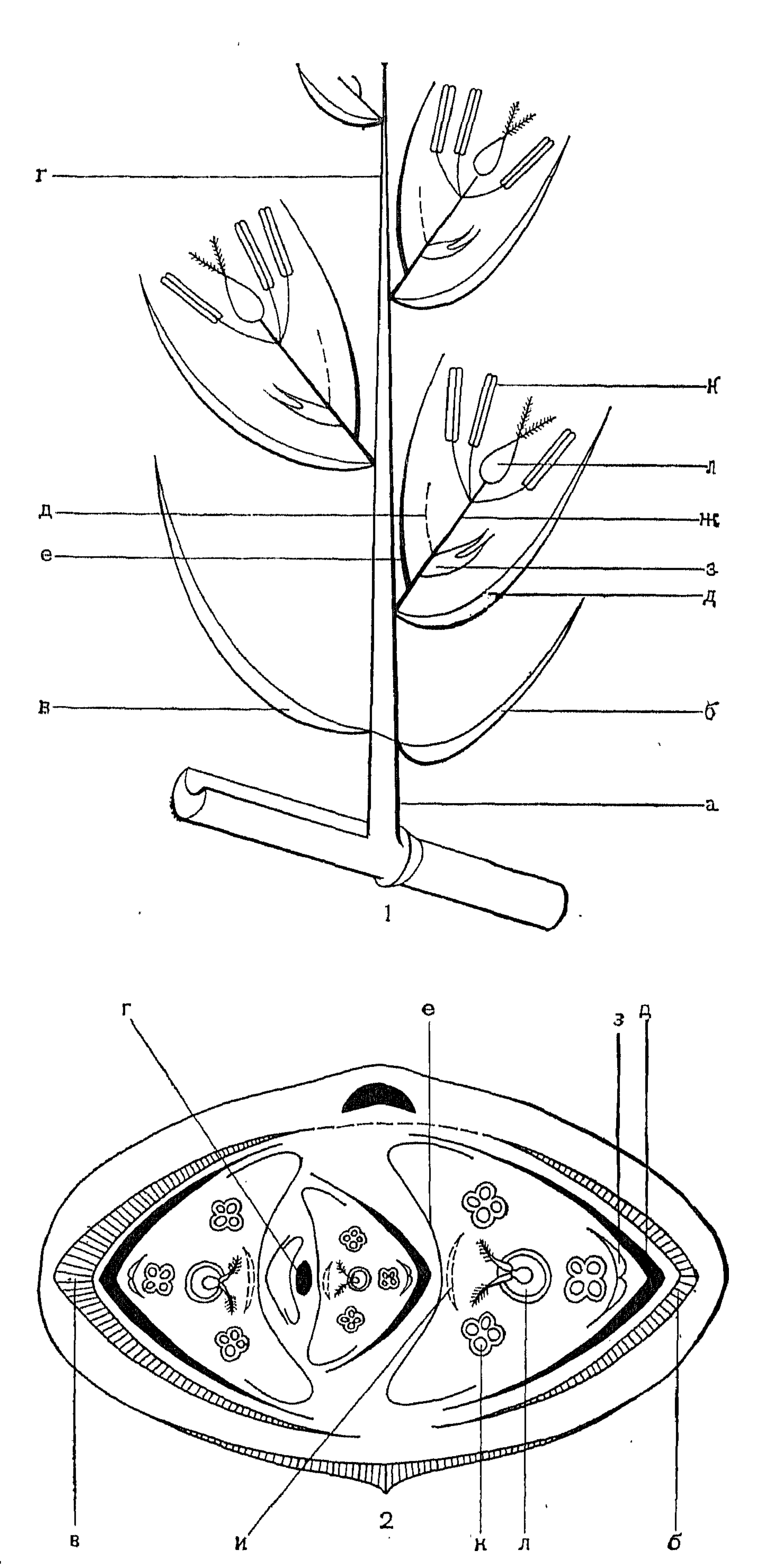


Рис. 199. Схема строения (*1*) и диаграмма (*2*) многоцветкового колоска злаков:

а — ножка колоска; *б* — нижняя колосковая чешуя; *в* — верхняя колосковая чешуя; *г* — ось колоска; *д* — нижняя цветковая чешуя; *е* — верхняя цветковая чешуя; *ж* — ось бокового побега, несущего цветок; *з* — вентральные лодикулы; *и* — дорсальные лодикулы; *к* — тычинки; *л* — завязь с рыльцевыми ветвями.

типа строения лодикул: бамбузоидный, фестукоидный, паникоидный и хлоридоидный, соответствующие основным типам анатомии листьев. Нередко выделяется еще меликоидный тип (от Melica — перловник), свойственный трибе перловниковых (Meliceae): очень короткие (как бы обрубленные в верхней части) лодикулы слипаются друг с другом своими передними краями. 3 крупные, спирально расположенные лодикулы имеются у упомянутой выше стрептохеты, однако не все авторы принимают их за лодикулы. Наконец, у многих родов (в том числе у лисохвоста и влагалищецветника) лодикулы полностью редуцированы.

Наиболее примитивное число тычинок — 6 — встречается среди злаков только у многих бамбуковых и *рисовых* (Oryzoideae). Значительное большинство злаков имеют 3 тычинки, а у некоторых родов их количество уменьшается до 2 (у *душистого колоска* — Anthoxanthum) или до 1 (у *цинны* — Cinna). Очень варьирует число и строение тычинок в подсемействе бамбуковых. Так, у южноазиатского рода *охландра* (Ochlandra) нити тычинок многократно ветвятся, вследствие чего в одном цветке может быть до 50—120 тычинок. У родов *гигантохлоя* (Gigantochloa) и *окситенантера* (Oxytenanthera) нити 6 тычинок срастаются в довольно длинную трубку, окружающую завязь (рис. 193, *3*). У бразильской аномохлои 4 тычинки. Нити тычинок злаков способны быстро удлиняться при цветении. Так, у риса они удлиняются на 2,5 мм в минуту. Пыльцевые зерна злаков всегда однопоровые с гладкой и сухой оболочкой, что является приспособлением к ветроопылению.

О строении гинецея в цветке злаков пока еще нет единого мнения. Согласно более широко распространенной точке зрения, гинецей злаков образован 3 сросшимися своими краями плодолистиками, а плод злаков — зерновка — является разновидностью паракарпного плода. Согласно другой точке зрения, гинецей злаков образован одним плодолистиком, что является следствием редукции двух других плодолистиков первично 3-членного апокарпного гинецея. Завязь всегда одногнездная с одним семязачатком, который может быть от ортотропного до гемитропного (редко кампилотропного) с направленным вниз микропиле. Интегумент обычно двойной, но у аномального во многих других отношениях рода мелоканна он простой. Обычно завязь переходит на верхушке в 2 перистоволосистые рыльцевые ветви, однако у многих бамбуковых их может быть и 3. Голые основания рыльцевых ветвей очень различаются по длине в разных трибах. Особенно длинные они у преимущественно тропической трибы просовых, что, по-видимому, связано с более тесно сомкнутыми цветковыми чешуями.

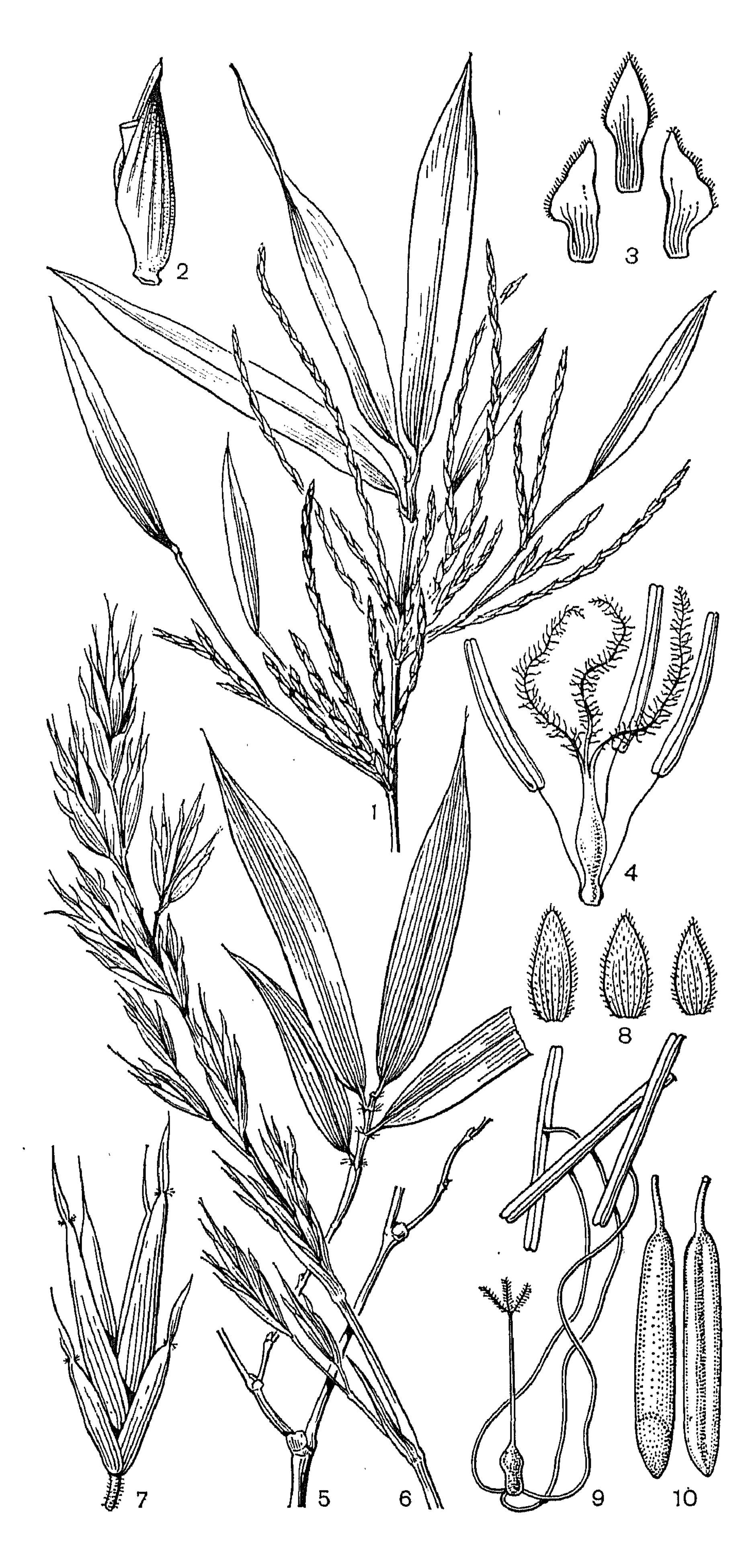


Рис. 200. Бамбуковые.

Многоветочник длинноколосковый (Pleioblastus dolichanthus): *1* — цветущая ветвь; *2* — антеций; *3* — цветковые пленки (лодикулы); *4* — цветок. Филлостахис, *или* листоколосник бамбуковидный (Phyllostachys bambusoides): *5* — часть вегетативной ветви; *6* — часть цветущей ветви; *7* — колосок; *8* — лодикулы; *9* — цветок; *10* — зерновка с разных сторон.

У некоторых злаков рыльцевые ветви могут быть по всей или почти по всей длине сросшимися друг с другом. Так, у кукурузы свободными являются только верхние части очень длинных рыльцевых ветвей, а у *белоуса* (Nardus) завязь переходит на верхушке в совершенно цельное нитевидное рыльце, покрытое не волосками, как у других злаков, а короткими сосочками. У бамбукового — *стрептогины* (Streptogyna) покрытые шипиками рыльцевые ветви после цветения становятся очень жесткими и служат для распространения зерновок (рис. 204, *4*).

Невскрывающийся сухой односемянный плод злаков, называемый зерновкой, имеет тонкий околоплодник, обычно настолько плотно прилегающий к семенной кожуре, что кажется с ней сросшимся. Нередко при созревании зерновки ее околоплодник слипается и с плотно прилегающими к нему цветковыми чешуями. У *споробола* (Sporobolus) околоплодник остается разъединенным с семенем и зерновки в этом случае называются мешочковидными. Форма зерновок варьирует от почти шаровидной (у проса) до узкоцилиндрической (у многих ковылей). На выпуклой, плоской или вогнутой в виде продольного желобка брюшной (вентральной) стороне зерновки имеется рубчик, или гилум, обычно окрашенный в более темный цвет по сравнению с остальной частью зерновки и имеющий форму от почти округлого (у мятлика) до линейного и почти равного по длине всей зерновки (у пшеницы). Рубчик является местом прикрепления семязачатка к семяножке (фуникулусу), и его форма определяется ориентацией семязачатка.

Наиболее оригинальны по своему строению зерновки некоторых бамбуковых, которые могут быть ягодовидными с толстым мясистым околоплодником или ореховидными с довольно толстым и очень твердым по консистенции околоплодником, отделенным от семенной кожуры. У распространенной в Юго-Восточной Азии мелоканны ягодовидные зерновки имеют обратногрушевидную форму и достигают в поперечнике 3—6 см (рис. 193, *9*, *10*). У них есть еще одна особенность, отсутствующая у всех других злаков: в ходе развития зародыша эндосперм семени полностью усваивается зародышем и в зрелой зерновке от него остается только сухая пленка между околоплодником и сильно разросшимся щитком.

У всех других злаков бóльшую часть зрелой зерновки составляет эндосперм, причем соотношение в размерах эндосперма и зародыша имеет существенное систематическое значение. Так, для фестукоидных злаков характерны относительно небольшие размеры зародыша, а для паникоидных — более крупные по сравне-

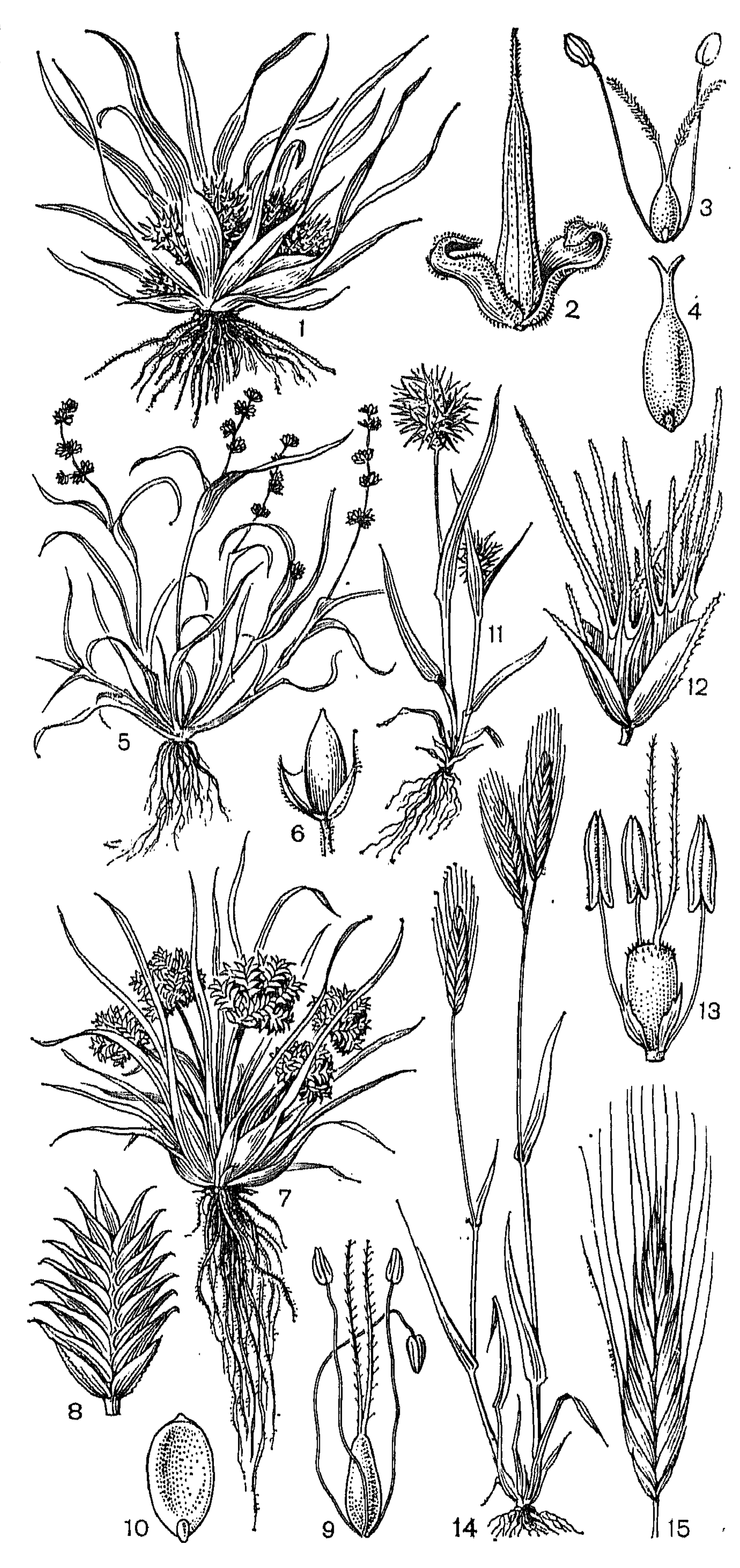


Рис. 201. Злаки — однолетники подсемейства мятликовых.

Корнеголовник восточный (Rhizocephalus orientalis): *1* — общий вид; *2* — колосок; *3* — цветок; *4* — зерновка. Влагалищецветник маленький (Coleanthus subtilis): *5* — общий вид; *6* — колосок с зерновкой. Песочница палестинская (Ammochloa palaestina): *7* — общий вид; *8* — колосок; *9* — цветок; *10* — зерновка. Ежовница головчатая (Echinaria capitata): *11* — общий вид; *12* — колосок; *13* — цветок. Двуколоска двуколосая (Trachynia distachya): *14* — общий вид; *15* — колосок.

нию с эндоспермом. Обычно эндосперм зрелых зерновок твердый по консистенции, но может быть более рыхлым — мучнистым, когда в нем мало белков, или более плотным — стекловидным при относительно большом содержании белков. Можно отметить, что в эндосперме зерновок злаков содержатся очень характерные для них и не встречающиеся у других растений белки проламины. В зерновках некоторых злаков (особенно из трибы овсовых) эндосперм особенно богат маслами и сохраняет полужидкую (желеобразную) консистенцию в период их полной зрелости. Такой эндосперм отличается необыкновенной устойчивостью к высыханию, сохраняя полужидкую консистенцию даже у зерновок, хранившихся в гербариях свыше 50 лет.

Крахмальные зерна эндосперма имеют разное строение в разных группах злаков. Так, у пшеницы и других представителей трибы пшеницевых они простые, очень варьирующие по величине и без заметных граней на своей поверхности (тритикоидный тип, от лат. Triticum — пшеница); у проса и других паникоидных злаков они тоже простые, но менее варьируют по величине и имеют гранистую поверхность, а у овсяницы и многих других фестукоидных злаков крахмальные зерна сложные, состоящие из более мелких гранул (рис. 205).

Зародыш злаков (рис. 206) довольно сильно отличается по своему строению от зародышей других однодольных. На стороне, прилегающей к эндосперму, он имеет щитовидное тело — щиток. Снаружи от него и ближе к его верхней части находится зародышевая почечка, одетая двукилевым влагалищеобразным листом — колеоптилем. У многих злаков против щитка с наружной стороны почечки имеется небольшой складкообразный вырост — эпибласт. В нижней части зародыша находится зародышевый корень, одетый корневым влагалищем, или колеоризой. Природа всех этих частей зародыша является предметом дискуссий. Щиток обычно принимается за единственную, видоизмененную семядолю, а колеоптиль — за его вырост или за первый лист почечки. Эпибласт, когда он имеется, принимают или за складкообразный вырост колеоризы, или за рудимент второй семядоли. Колеориза, по мнению одних авторов, представляет собой нижнюю часть подсемядольного колена — гипокотиля, в которой закладывается зародышевый корень, по мнению других — видоизмененный главный корень зародыша.

Особенности строения зародыша злаков имеют большое систематическое значение. На основании присутствия или отсутствия эпибласта или щели между нижней частью щитка и колеоризой, а также различий в ходе проводящих



Рис. 202. Злаки трибы просовых.

Остянка курчаволистная (Oplismenus undulatifolius): *1* — общий вид; *2* — колосок. Амфикарпум Пурша (Amphicarpum purshii): *3* — нижняя часть растения с клейстогамными колосками на ползучих подземных побегах; *4* — общее соцветие; *5* — колосок; *6* — антеций. Просо изахновидное (Panicum isachnoides): *7* — общий вид. Колючещетинник немногоцветковый (Cenchrus pauciflorus): *8* — общий вид; *9* — группа колосков в обертке из сросшихся колючих щетинок; *10*, *11* — колосок с разных сторон.

пучков зародыша и в форме первого листа зародыша на поперечном срезе были установлены 3 основных типа строения зародыша: фестукоидный, паникоидный и промежуточный между ними эрагростоидный (рис. 206, *3*). Таким образом, и здесь были выявлены существенные анатомо-морфологические различия между преимущественно внетропическими, фестукоидными злаками и преимущественно тропическими, паникоидными и хлоридоидными злаками.

Анатомо-морфологические особенности злаков определяют очень высокую пластичность и приспособляемость представителей этого семейства к самым различным экологическим условиям, что позволило им распространиться по всей суше земного шара вплоть до самых крайних пределов существования цветковых растений. Злаки встречаются почти во всех растительных группировках, хотя наиболее характерны они для лугов, степей и саванн различных типов. Есть виды, обитающие на подвижных песках (*селин* — Stipagrostis, *песколюбка* — Ammophila и др.) и солончаках (особенно *прибрежница* — Aeluropus и *бескильница* — Puccinellia), как приморских, так и внутриконтинентальных. Некоторые виды бескильницы растут в полосе, затопляемой приливами, причем один арктический вид, приуроченный к таким местообитаниям, — *бескильница ползучая* (P. phryganodes) — часто не цветет, размножаясь с помощью стелющихся и укореняющихся в узлах вегетативных побегов. Для равнинных и нагорных лугов Евразии особенно характерны многочисленные виды родов мятлик, овсяница, *полевица* (Agrostis), *вейник* (Calamagrostis), лисохвост, *кострец* (Bromopsis), *тимофеевка* (Phleum), *трясунка* (Briza) и др. В степной зоне и в нагорных степях Евразии ведущее значение приобретают ковыль, овсяница-типчак, *тонконог* (Koeleria), *житняк* (Agropyron), *овсец* (Helictotrichon), а в более южных районах — *бородач* (Bothriochloa). В прериях Северной Америки на первое место выдвигаются хлоридоидные злаки: *бутелуа* (Bouteloua), *хлорис* (Chloris), *трава бизонов* (Buchloë dactyloides) и др. В аридных районах Азии своеобразные растительные группировки — чиевники — образует крупнодерновинный злак *чий блестящий* (Achnatherum splendens). В пампасах Южной Америки большую роль играют виды пампасской травы — *кортадерии* (Cortaderia), образующие гигантские дерновины (табл. 45, *3*, *4*).

В лесах роль злаков в растительном покрове, естественно, менее значительна, однако и здесь некоторые виды этого семейства могут доминировать в травянистом ярусе. Так, в еловых лесах Евразии нередко в изобилии разрастается *вейник тростниковидный* (Calamagrostis arundinacea), а в дубравах — *мятлик лесной* (Poa nemoralis), *элимус собачий* (Elymus caninus), *овсяница гигантская* (Festuca gigantea) и другие виды. В отличие от степных злаков, обычно плотнодерновинных и имеющих очень узкие, вдоль сложенные листовые пластинки, лесные злаки имеют менее плотные дерновины, более широкие и менее жесткие листовые пластинки. Из двух распространенных в лиственных и смешанных лесах Евразии видов перловника более северный — *перловник поникший* (Melica nutans) принадлежит к рыхлодерновинным злакам, а более южный и потому более ксерофильный *перловник покрашенный* (M. picta) — к плотнодерновинным. Среди тропических и субтропических лесных злаков многие имеют лежачие или лазающие густооблиственные побеги и очень широкие, ланцетные или ланцетно-яйцевидные пластинки листьев, напоминая по внешнему облику широко распространенные в оранжерейной и комнатной культуре виды традесканции. Такую жизненную форму имеют, например, представители рода *остянка* (Oplismenus), один из видов которого — *остянка курчаволистная* (O. undulatifolius) — встречается во влажных лесах Средиземноморья, а также в Колхидской низменности (рис. 202, *1*), а другой — *остянка сложнометельчатая* (O. compositus) — очень обычен в лесах Южной Азии.

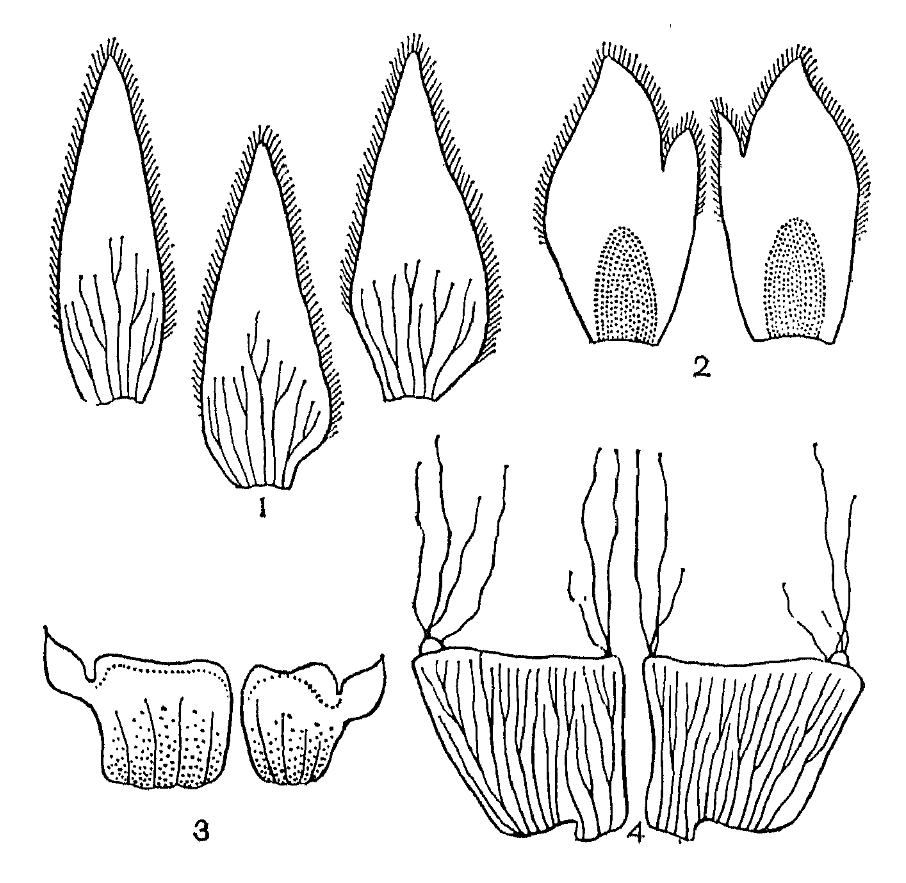


Рис. 203. Основные типы строения цветковых пленок (лодикул) злаков:

1 — бамбузоидный; *2* — фестукоидный; *3* — эрагростоидный; *4* — паникоидный.



Рис. 204. Травянистые бамбуковые.

Стрептогина косматая (Streptogyna crinita): *1* — нижняя часть побега; *2* — верхняя часть побега с общим соцветием; *3* — колосок без колосковых чешуй; *4* — цветок. Стрептохета колосистая (Streptochaeta spicata): *5* — верхняя часть побега с общим соцветием; *6* — колосок; *7* — лодикулы; *8* — цветок.

Что касается злаков подсемейства бамбуковых, то их роль в растительности влажных тропиков и субтропиков довольно велика. Древовидные бамбуковые обычно образуют большие заросли по берегам водоемов, вдоль спускающихся с гор водотоков, на опушках и вырубках тропических лесов. Многие травянистые бамбуковые растут под пологом тропического дождевого леса и выносят значительную затененность. Надземные побеги древовидных бамбуковых нередко считают гомологичными корневищам других злаков. Они отличаются чрезвычайно быстрым ростом и по всей длине несут чешуевидные листья — катафиллы, характерные для корневищ других злаков. Все древовидные бамбуки — вечнозеленые растения, хотя листья их постепенно опадают в результате образования отделительной ткани или у основания черешков, или у основания влагалищ, которые в этом случае опадают вместе с пластинками.

Среди бамбуковых с более или менее одревесневающими стеблями различают две основные жизненные формы, приуроченные к разным климатическим условиям (рис. 207). У большинства тропических бамбуковых, развитие которых в естественных условиях контролируется уровнем влажности (обычно наступлением дождливого сезона), стебли относительно сближены, формируя своего рода рыхлый куст. Такие бамбуковые имеют так называемые пахиморфные (от греч. «пахис» — толстый) корневища: короткие и толстые, симподиальные, с заполненными сердцевиной асимметричными междоузлиями, ширина которых больше длины. Другая группа бамбуковых распространена в областях с относительно прохладной или даже холодной зимой, где начало активного роста их побегов контролируется температурными условиями. Принадлежащие к ней роды имеют лептоморфные (от греч. «лептос» — тонкий) корневища: длинные и тонкие, моноподиальные, с полыми междоузлиями, длина которых значительно больше их ширины. Такие бамбуковые обычно имеют относительно небольшие общие размеры, хотя некоторые виды листоколосника бывают высотой до 10 и даже 15 м. Лептоморфные корневища имеет и единственный дикорастущий в СССР род бамбуковых — *саза* (Sasa), образующий очень густые и труднопроходимые заросли по склонам гор на юге Сахалина и Курильских островов.

Травянистые бамбуковые, подобно злакам других подсемейств, цветут ежегодно, но бамбуковые с одревесневающими стеблями, как правило, цветут один раз в 30—120 лет и после этого обычно погибают, являясь облигатными или факультативными монокарпиками. В 1969 г. почти во всей Японии наблюдалось массовое и одновременное цветение очень широко куль-

тивируемого там в технических целях *листоколосника бамбуковидного* (Phyllostachys bambusoides). Это было настоящим бедствием для тех, кто его выращивал, так как значительная часть плантаций после цветения погибла. Почти весь японский листоколосник происходил от одного и того же клона, завезенного в Японию из Китая, и потому не удивительно, что он повсюду зацвел в одно и то же время.

Среди многолетних травянистых злаков, особенно тропических, имеются гигантские формы, не уступающие по высоте многим бамбуковым. Таковы, например, *тростник обыкновенный* (Phragmites australis) и *арундо тростниковый* (Arundo donax), которые имеют многоузловые, но неразветвленные стебли высотой до 3, иногда до 5 м и длинные, сильно разветвленные корневища (рис. 208, *3*).

Тростники принадлежат к числу влаголюбивых растений, образующих большие и почти чистые заросли по берегам водоемов, а нередко и в воде. Тростник обыкновенный почти космополит и широко распространен на всех континентах как в тропиках, так и в умеренно теплых странах. Этот вид обладает довольно широкой экологической амплитудой. Он может расти также на болотах различных типов, в болотистых лесах, на горных склонах с подтоком грунтовых вод и на солончаках, образуя в крайних условиях существования своеобразную форму со стелющимися по земле и только вегетативными побегами. Впрочем, и у нормально развитых цветущих клонов тростника зерновки образуются далеко не всегда и в небольшом количестве, что, по-видимому, связано с большой древностью этого вида. Другой гигантский, высотой до 3 м, злак — пампасская трава, или кортадерия, один из видов которой интродуцирован в страны Средиземноморья, образует очень густые дерновины с внутривлагалищными побегами (табл. 45, *3*, *4*). Ее узкие и очень жесткие листовые пластинки по краям и средней жилке несут крупные шипики, напоминая в этом отношении листья водного растения телореза (Stratiotes).

Образование плотных дерновин особенно выгодно в условиях аридного климата, так как в этом случае основание растения хорошо защищено от перегревающегося верхнего слоя почвы. Именно поэтому среди степных и пустынных злаков так много плотнодерновинных (например, чий блестящий, многие виды ковыля и др). Напротив, к длиннокорневищным относятся многие луговые злаки, особенно обитающие на рыхлых, слабо задерненных почвах, например пырей ползучий и *кострец безостый* (Bromopsis inermis), нередко в изобилии разрастающиеся на лугах прирусловых пойм, а также некоторые прибрежные виды, подобно

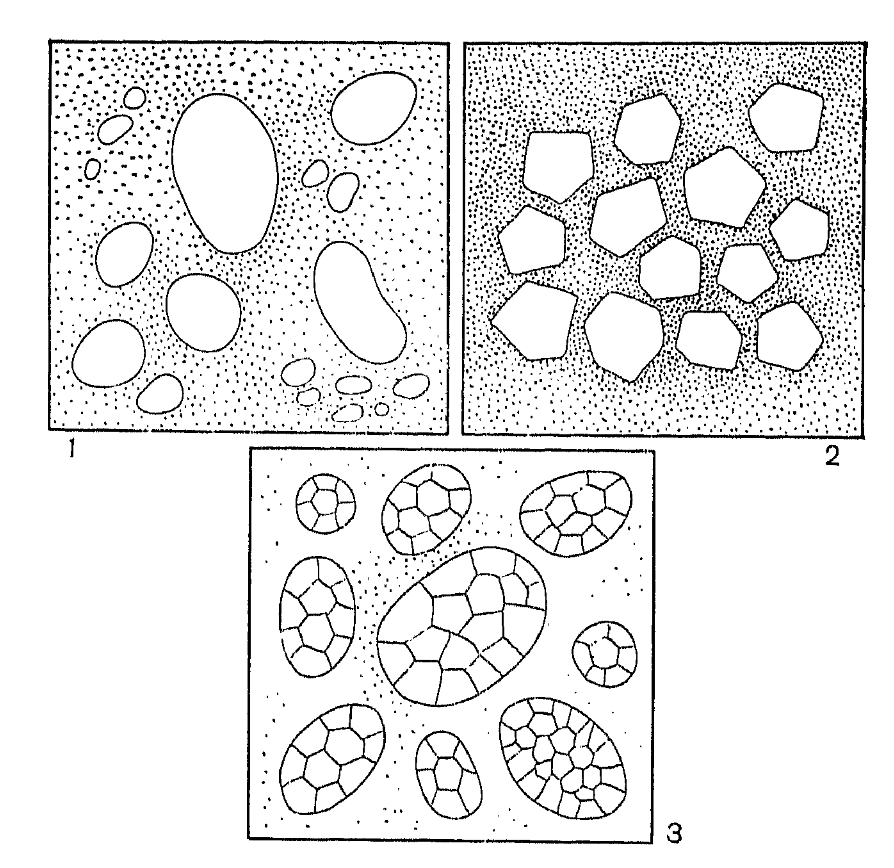


Рис. 205. Основные типы строения крахмальных зерен у злаков:

1 — тритикоидный (у житняка — Agropyron); *2* — паникоидный (у проса — Panicum); *3* — фестукоидный (у овсяницы — Festuca).

тростнику образующие густые заросли, например виды *манника* (Glyceria), *тростянки* (Scolochloa), *зизания широколистная* (Zizania latifolia) и др. Среди видов вообще гидрофильной трибы *рисовых* (Oryzeae) есть и настоящие водные растения. Такова, например, южноазиатская *гигрориза остистая* (Hygroryza aristata с короткими и широкими листьями, собранными в розетки, плавающие на поверхности воды благодаря сильно вздутым влагалищам.

Большую и очень интересную во многих отношениях группу жизненных форм образуют злаки-однолетники, которые могут быть как яровыми, когда прорастание семени начинается весной, так и озимыми, когда семена начинают прорастать осенью и молодые растения зимуют, продолжая свое развитие весной. У такого широко культивируемого хлебного растения, как пшеница, имеется не только много яровых и озимых сортов, но и сорта «двуручки», которые могут быть яровыми или озимыми в зависимости от сроков посева. Однолетние злаки могут быть разделены на 2 группы также по их происхождению. Одну из таких групп составляют весенние эфемеры. Быстро заканчивающие свой жизненный цикл в течение весны — начале лета, они играют очень существенную роль в составе эфемеровой растительности в аридных и субаридных областях Евразии, Африки и Северной Америки. Очень важно, что от древнесредиземноморских эфемеров происходят такие цен-

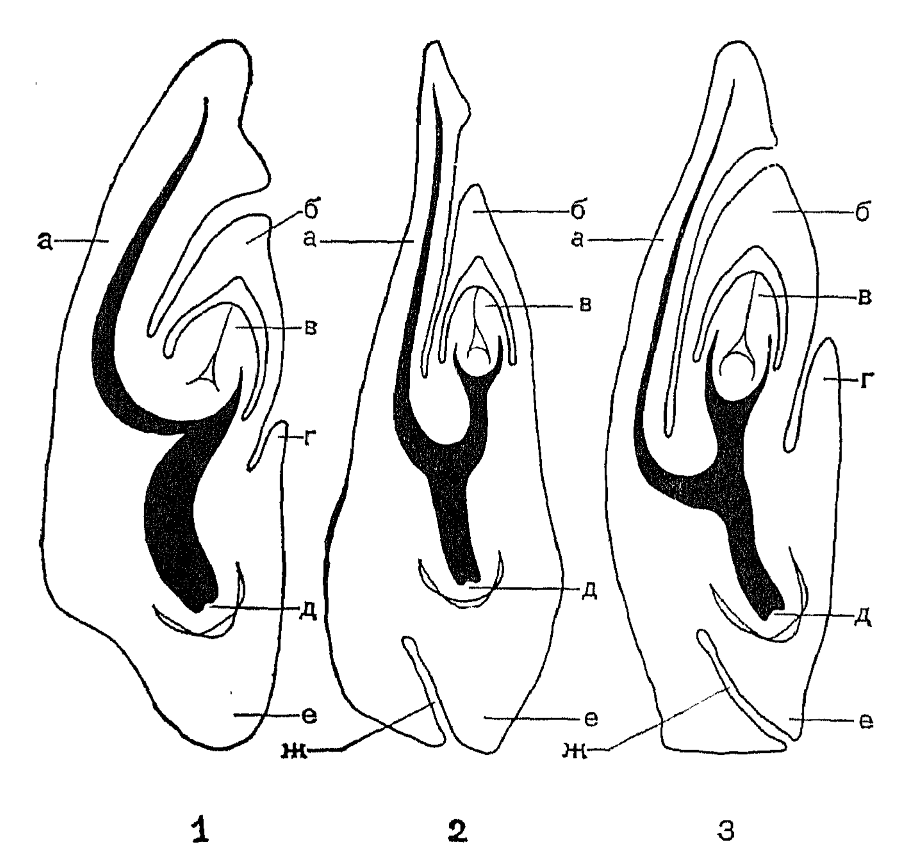


Рис. 206. Основные типы строения зародышей злаков:

1 — фестукоидный (у ежи — Dactylis); *2* — паникоидный (у ветвянки — Brachiaria); *3* — эрагростоидный (у травы бизонов — Buchloë); *а* — щиток; *б* — колеоптиль; *в* — почечка; *г* — эпибласт; *д* — зародышевый корень; *е* — колеориза; *ж* — щель между нижней частью щитка и колеоризой.

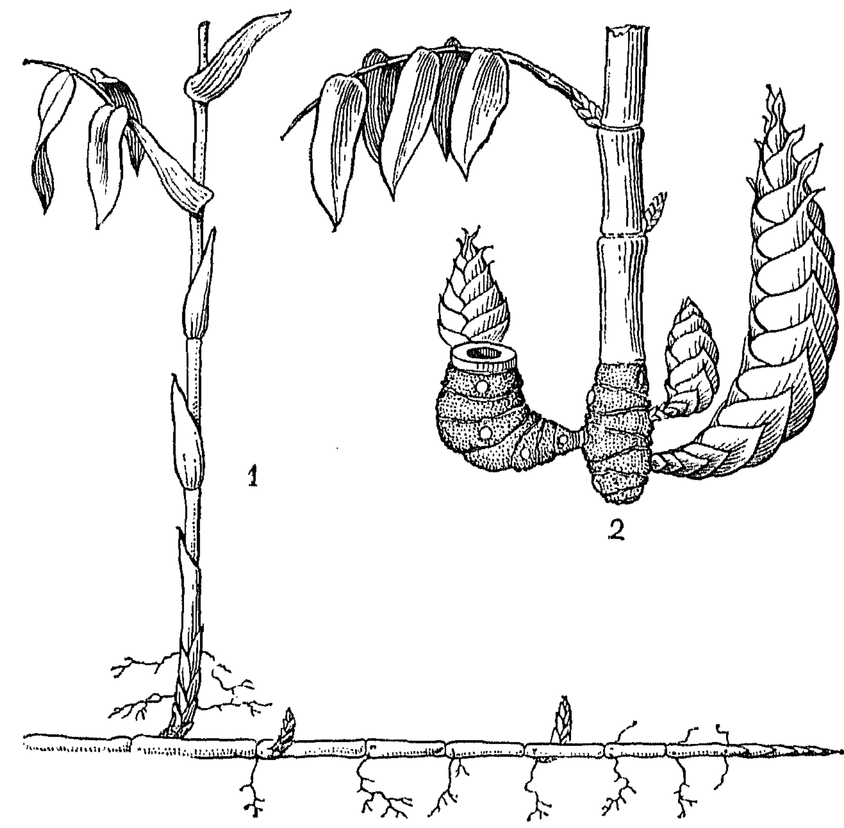


Рис. 207. Основные типы корневищ бамбуковых:

1 — лептоморфное (у арундинарии — Arundinaria); *2* — пахиморфное (у бамбука — Bambusa).

ные продовольственные и кормовые культуры, как пшеница, рожь, овес и ячмень.

Другая большая группа однолетних злаков принадлежит к преимущественно тропическим трибам просовых, сорговых, свинороевых, триостренницевых и др., хотя некоторые виды этой группы (например, виды щетинника, полевички, *росички* — Digitaria и ежовника) проникают далеко за пределы тропиков. Все это злаки относительно теплолюбивые и поздноразвивающиеся. Обычно они цветут во второй половине лета — начале осени, будучи хорошо приспособленными к перенесению засушливого времени года. Среди поздних однолетников также имеется немало хозяйственно-ценных видов (сорго, просо, чумиза и др.), но много и злостных сорняков полей и плантаций различных культур.

Среди однолетних злаков известны очень оригинальные по облику виды. Так, у *двуколоски двуколосой* (Trachynia distachya) общее соцветие состоит всего из 1—2 крупных многоцветковых колосков (рис. 201, *14*); у *ежовницы головчатой* (Echinaria capitata) колоски собраны в почти шаровидную, колючую при плодах верхушечную головку (рис. 201, *11*); у *корнеголовника восточного* (Rhizocephalus orientalis) и *песочницы палестинской* (Ammochloa palaestina) собранные в густую головку колоски расположены в центре листовых розеток (рис. 201, *1—7*). У последнего вида, известного в СССР только с песков Апшеронского полуострова, часто почти все растение бывает засыпано песком, из которого видны только верхушки листьев розетки. Очень интересен в биологическом отношении поздний эфемер *влагалищецветник маленький* (Coleanthus subtilis), обитающий на береговых отмелях более или менее крупных рек. Он очень быстро развивается после выхода из-под воды отмелей, достигая полного развития в сентябре — начале октября. Это маленькое растеньице, высотой 3—5 см, с лежачими или восходящими побегами и очень мелкими одноцветковыми колосками без колосковых чешуй, собранными зонтикообразными пучками (рис. 201, *5*). В годы, когда отмели остаются залитыми водой, этот вид совсем не развивается и вообще может исчезать на многие годы. Распространен он во внетропических странах северного полушария, но крайне спорадично. Так, в СССР его находили лишь по верхнему течению Волхова, среднему течению Оби и по Амуру.

Выше уже отмечалась высокая специализация цветков злаков к опылению с помощью ветра. Однако случайный перенос пыльцы злаков насекомыми даже у внетропических злаков не может считаться полностью исключенным. В последнее время установлено, что травянистые бамбуковые из родов *олира* (Olyra) и *париана*

(Pariana), растущие под пологом деревьев в тропических дождевых лесах, где движение воздуха крайне незначительно, как правило, опыляются с помощью насекомых, главным образом мух и жуков, хотя такой вторичный переход к энтомофилии пока еще не связан с какими-либо специальными приспособлениями.

Значительное большинство многолетних злаков опыляется перекрестно, причем самоопылению обычно препятствует полная или частичная самостерильность. Однако среди однолетников очень много факультативно самоопыляющихся видов. Таковы, например, все виды пшеницы и *эгилопса* (Aegilops), а также большинство видов *костра* (Bromus). Некоторые злаки, кроме обычных колосков с хазмогамными цветками, развивают еще колоски с клейстогамными цветками, опыляющимися при сомкнутых чешуях. Образование этих колосков гарантирует возможность семенного размножения при неблагоприятных погодных условиях или при чрезмерном обкусывании растения травоядными животными. Так, у широко распространенного прибрежного злака *леерсии рисовидной* (Leersia oryzoides) и североамериканского *споробола скрытноцветкового* (Sporobolus cryptandrus) в неблагоприятные годы образуются только колоски с клейстогамными цветками и метелки не выступают из расширенного влагалища верхнего листа. В метелках многих ковылей флоры СССР в засушливые годы образуются только клейстогамные цветки, а при более прохладной и влажной погоде все или почти все цветки метелки цветут открыто. Многие арктические злаки в условиях особенно холодной погоды также цветут в основном клейстогамно.

У всех видов евроазиатского рода *змеевка* (Cleistogenes) и некоторых представителей других родов клейстогамные колоски постоянно образуются на коротких боковых веточках, скрытых во влагалищах верхних и средних стеблевых листьев (рис. 194, *2*). Центральноазиатский *девятиостник северный* (Enneapogon borealis) образует одиночные колоски с клейстогамными цветками внутри особых почкообразных побегов, расположенных при основании дерновины. Благодаря такой особенности этот вид получает возможность размножаться даже в условиях усиленного стравливания пастбищ, когда ежегодно все дерновины почти до основания обкусывает скот. При этом пасущийся скот разбивает ногами дерновины и разносит вместе с прилипшими к ним комочками земли зерновки девятиостника. Еще более высокая специализация в этом отношении отмечается у североамериканского *амфикарпума* (Amphicarpum). Его одиночные колоски с клейстогамными цветками образуются на верхушках ползу-

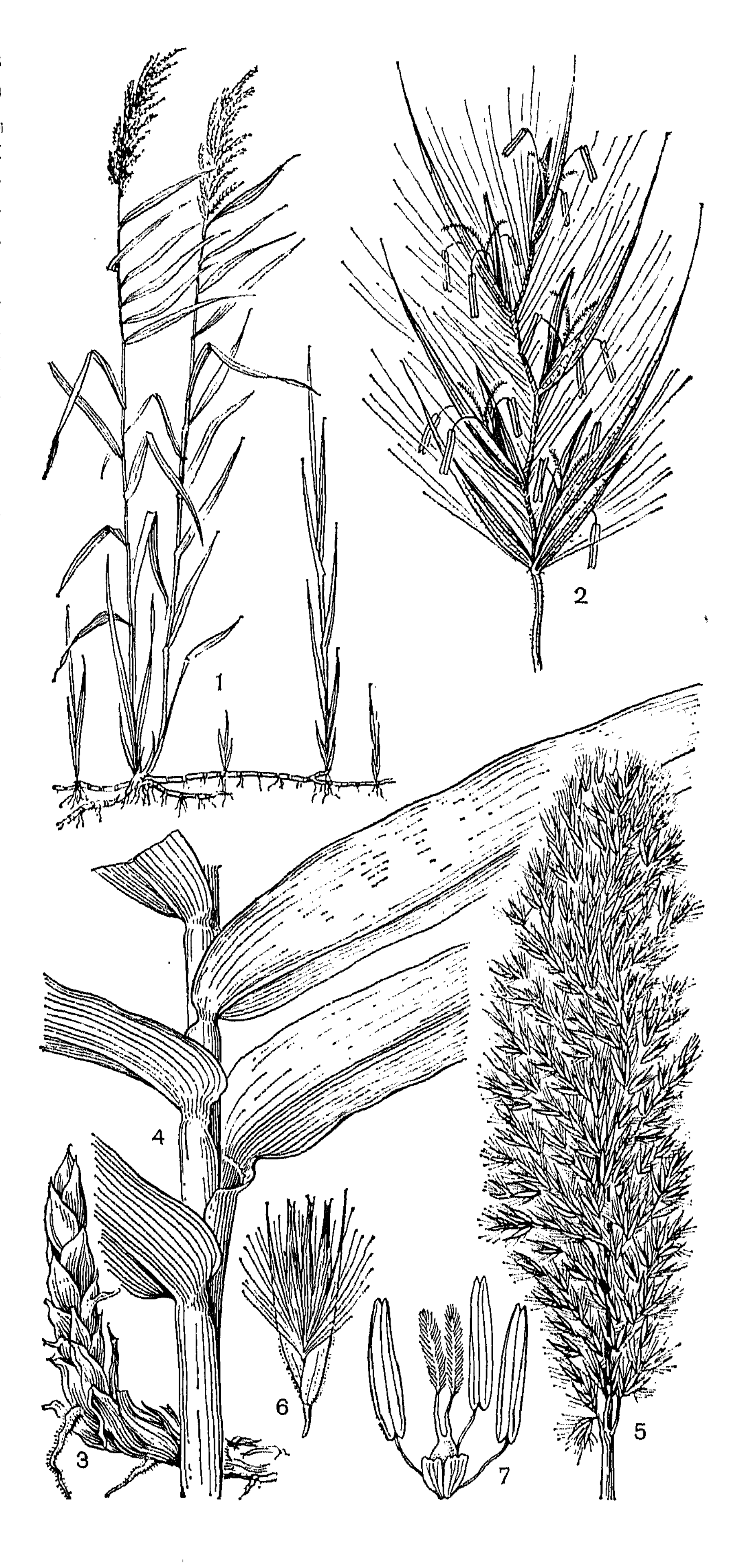


Рис. 208. Злаки подсемейства тростниковых.

Тростник обыкновенный, или южный (Phragmites australis): *1* — общий вид; *2* — колосок. Арундо тростниковый (Arundo donax): *3* — часть корневища; *4* — часть побега с листьями; *5* — общее соцветие; *6* — колосок; *7* — цветок.

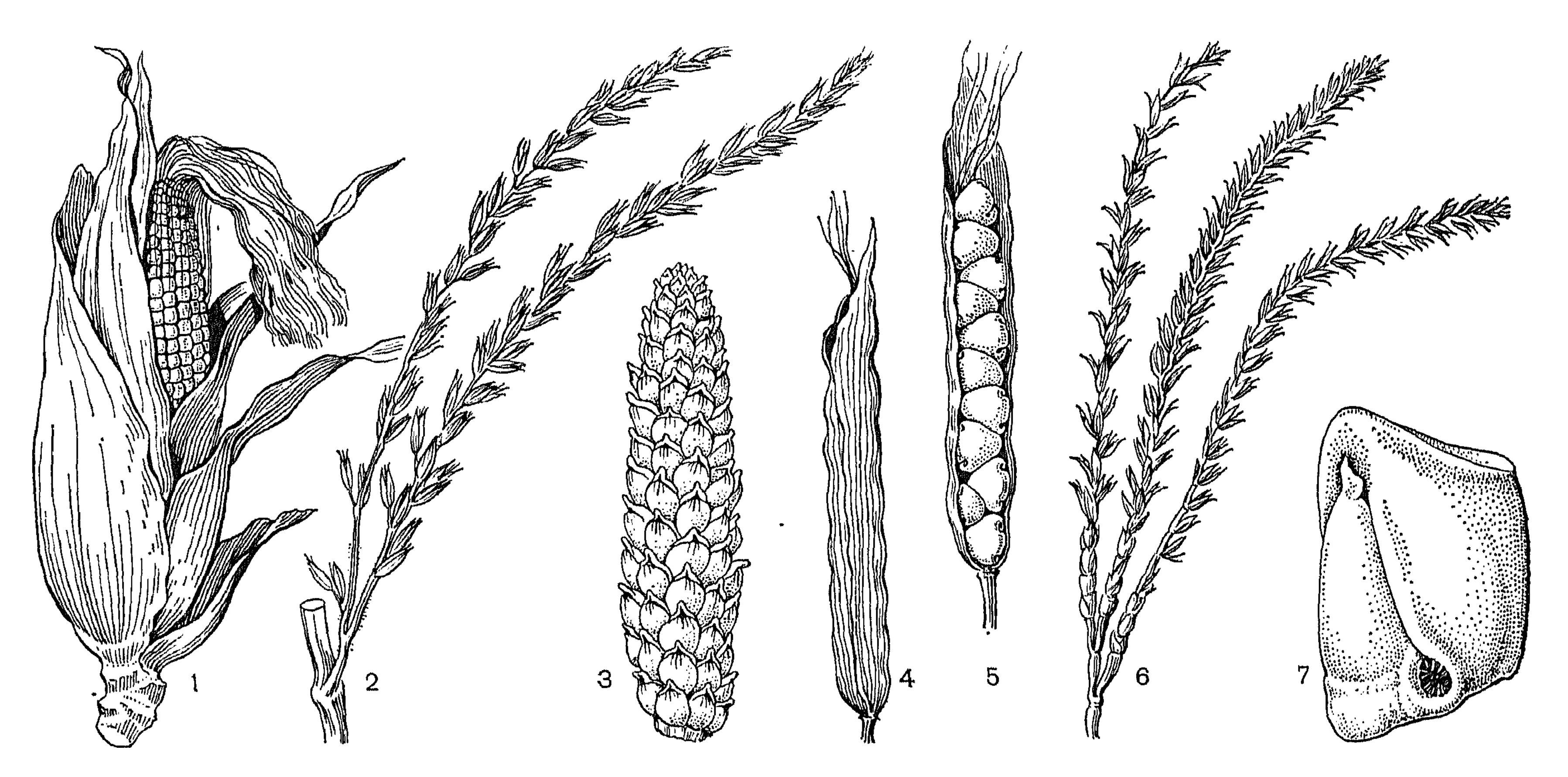


Рис. 209. Кукуруза и близкие к ней роды трибы сорговых:

1 — початок кукурузы (Zea mays); *2* — часть общего соцветия кукурузы с мужскими цветками; *3* — початок примитивной пленчатой кукурузы из археологических раскопок в штате Нью-Мексико; *4*, *5* — общее соцветие теосинте мексиканской (Euchlaena mexicana) с женскими цветками с разных сторон; *6* — общее соцветие трипсакума пальчатого (Tripsacum dactyloides): *7* — членик веточки общего соцветия с одним женским колоском.

чих подземных побегов под поверхностью почвы (рис. 202, *3*).

Однополые цветки встречаются у злаков нередко, но преимущественно у тропических видов. Эти цветки могут располагаться в одном и том же колоске вместе с обоеполыми цветками, например у *зубровки* (Hierochloë) из 3 цветков колоска верхний обоеполый, а 2 нижних мужские, но чаще находятся в разных колосках. Такие однополые колоски могут, в свою очередь, располагаться в одном и том же соцветии или в разных соцветиях. Как уже отмечалось выше, для многих родов трибы сорговых очень характерно расположение колосков на колосовидных веточках общего соцветия группами по 2: один сидячий с обоеполым цветком, другой на ножке — с мужским цветком. Обоеполые, но с однополыми колосками соцветия южноамериканского травянистого бамбуковидного растения *пирезии* (Piresia) располагаются на стелющихся корневищеподобных побегах, одетых чешуевидными листьями, и нередко скрыты под подстилкой из опавших листьев. К сожалению, способ опыления цветков у видов этого рода пока остается неизвестным. В верхней части метелкообразных соцветий зизании располагаются более крупные колоски с женскими цветками, в нижней части — более мелкие с мужскими цветками. У родственного кукурузе рода *трипсакум* (Tripsacum) колоски с женскими цветками располагаются в нижней части колосовидных веточек метелки, а с мужскими — в их верхней части (рис. 209, *6*). У кукурузы колоски с мужскими цветками образуют верхушечное метелкообразное соцветие, а колоски с женскими цветками собраны продольными рядами на сильно утолщенной оси початков, расположенных в пазухах средних стеблевых листьев и окутанных влагалищеобразными листьями (рис. 209, *1*—*3*). Еще более оригинально расположение однополых колосков у южноазиатского родственника кукурузы — *бусенника* (Coix). Нижняя, женская часть колосовидных веточек, расположенных в пазухах верхних стеблевых листьев, состоит здесь из одного колоска с женским цветком и рудиментов двух других колосков, заключенных вместе в своеобразный ложный плод с очень плотной, роговидной или каменистой оболочкой. По происхождению этот плод — видоизмененное влагалище верхушечного листа. Из верхней части его выходят длинные рыльцевые ветви женского цветка и ножка мужской части веточки, представляющей собой довольно густой ложный колос (рис. 210, *7*).

Примерами двудомных злаков могут служить культивируемая в садах и парках на юге СССР *пампасская трава* (Cortaderia selloana, табл. 45, *3*, *4*) и *трава бизонов* (Buchloë dactyloides) из американских прерий, мужские и женские экземпляры которой были описаны сначала как виды разных родов (рис. 194, *6*—*9*).

Довольно широко представлены среди злаков различные способы бесполого размножения. В частности, вегетативное размножение с помощью ползучих корневищ, а также стелющихся и укореняющихся в узлах надземных побегов встречается у очень многих многолетних злаков. Преимущественно корневищами размножается, например, тростник обыкновенный, во внетропических странах лишь редко образующий нормально развитые зерновки. Некоторые злаки-эфемероиды аридных областей Евразии, в том числе *мятлик луковичный* (Poa bulbosa) и *катаброзелла низкая* (Catabrosella humilis), имеют луковичкообразно утолщенные основания побегов дерновины. Позднее, в засушливое время года, их дерновины разбиваются травоядными животными, и луковички разносятся ветром или на ногах животных по пастбищу.

Не менее часто встречается у злаков и бесполое размножение с помощью тех частей или органов растения, которые имеют отношение к половому размножению. Сюда принадлежит вивипария, когда молодое растение развивается не из семени, а из видоизмененных в луковичкообразные почки колосков. Полное или почти полное превращение всех колосков метелки в такие почки встречается у целого ряда арктических злаков из родов мятлик, овсяница, щучка, а также у широко распространенного в аридных областях Евразии мятлика луковичного. Во всех случаях вивипарию можно рассматривать как приспособление к более суровым условиям обитания, хотя вивипарные виды и разновидности могут возникать и в результате гибридизации между видами.

Случаи апомиксиса в узком понимании этого термина или агамоспермии, когда молодое растение развивается из семени, но без предшествовавшего его образованию слияния гамет, еще более часты, особенно в преимущественно тропических трибах просовых и сорговых. Из внетропических злаков много апомиктических и полуапомиктических видов в родах мятлик и вейник.

Для злаков, высокоспециализированных анемофильных растений, особое значение приприобретает суточная ритмика цветения и опыления. Точное совмещение цветения всех особей данного вида в течение какого-либо ограниченного времени суток существенно повышает шансы перекрестного опыления и является важным приспособлением ко все более совершенной анемофилии. Среди внетропических злаков выделяют несколько групп видов, различающихся по времени цветения: с одноразовым утренним цветением (наиболее многочисленная группа), с одноразовым полуденным или послеполуденным цветением, с двухразовым, утренним и вечерним цветением (вечернее более слабое), с



Рис. 210. Злаки трибы сорговых.

Сахарный тростник обыкновенный (Saccharum officinarum): *1* — общий вид; *2* — часть общего соцветия. Сорго алеппское, или гумай (Sorghum halepense): *3* — основание побега; *4* — верхняя часть побега с общим соцветием; *5* — пара колосков. Сорго поникшее (S. cernuum): *6* — общее соцветие. Бусенник обыкновенный (Coix lacryma-jobi): *7* — верхняя часть растения с общим соцветием; *8* — ложный плод с женским цветком; *9* — ложный плод с зерновкой.

круглосуточным цветением, с ночным цветением. Последнее встречается лишь у немногих внетропических злаков. Однако в жарких и сухих районах тропиков ночное цветение известно у многих видов, так как оно позволяет избежать перегрева и быстрой гибели пыльцы во время жаркого дня. Интересно, что у тропических злаков с ночным цветением при выходе за пределы тропиков цветение смещается на раннее утро, так как опасность перегрева пыльцы уменьшается. У злаков, цветущих в полдень и после полудня, цветение приходится на самое жаркое время суток. Пыльцевые зерна в это время относительно быстро сморщиваются и погибают, однако таким злакам особенно часто свойственно так называемое взрывчатое цветение, при котором массовое и одновременное раскрывание цветков происходит за очень короткое время — не более 3—5 мин. При порционном цветении, также свойственном многим злакам, в течение дня происходит не один, а несколько таких взрывов цветения. Было показано, что даже очень близкие виды, например степные *овсяницы*: *валлисская* (Festuca valesiaca) и *ложноовечья* (F. pseudovina), при совместном обитании могут быть генетически вполне изолированными друг от друга, ибо цветут в разное время суток. Таким образом, определенная суточная ритмика цветения у злаков оказалась хорошим видовым систематическим признаком.

Единицей распространения плодов — диаспорой — у злаков обычно бывает антеций: зерновка, заключенная в цветковые чешуи с прилегающим к ним члеником оси колоска. Значительно реже диаспорами служат голые (лишенные всяких чешуй) зерновки, целые колоски, части общего соцветия, все общее соцветие или даже все растение. У упомянутого выше влагалищецветника маленького сильно выступающие из цветковых чешуй зерновки выпадают из них и разносятся водой при колебаниях уровня рек, связанных с паводками, дождями, изменением направления ветра и т. п. Псаммофильный эфемер песочница палестинская может служить редким примером, когда выпадающие из колосков зерновки разносятся с помощью ветра. У широко распространенного в тропиках *спороболa* (Sporobolus) мешочкообразные зерновки при смачивании их дождем или росой быстро набухают, лопаются, и выдавленные из них семена, окруженные клейкой слизью, свешиваются из колосков, прилипая к шерсти животных и перьям птиц. Выпадающие из колосков крупные зерновки многих бамбуковых распространяются преимущественно водными потоками во время тропических ливней, а также с помощью птиц. Ягодообразные зерновки мелоканны начинают прорастать еще на материнском растении, не имея периода покоя, затем падают на влажную почву острым концом вниз и продолжают свое развитие уже самостоятельно. Могут распространяться они также с помощью поедающих их птиц и зверей.

Распространение с помощью целых общих соцветий или их частей встречается у злаков также не очень редко. Колосовидные метелки *щетинника мутовчатого* (Setaria verticillata), очень цепкие благодаря присутствию на окружающих колоски щетинках направленных назад шипиков, часто прицепляются к шерсти животных или одежде человека вместе со стеблями. Колосья многих видов *эгилопса* (Aegilops) с крупными, оттопыренными в сторону остями легко запутываются в шерсти животных, но могут переноситься на большие расстояния и ветром. Группы колосков *ячменя гривастого* (Hordeum jubatum), несущие очень длинные и тонкие ости, также могут переноситься как с помощью животных, так и ветром. В последнем случае многочисленные группы колосков могут сцепляться вместе, образуя шарообразное перекати-поле, переносимое ветром на большие расстояния, особенно вдоль шоссейных дорог. Многие другие злаки распространяются ветром по типу перекати-поле, причем основу последнего составляют очень крупные, широко и растопыренно разветвленные метелки. Примерами такого рода могут служить сибирский *мятлик широкометельчатый* (Poa subfastigiata) или нижневолжская *цингерия Биберштейна* (Zingeria biebersteinii). У литорального азиатского и австралийского рода *спинифекс* (Spinifex, рис. 211, *3*) женские общие соцветия, имеющие почти шаровидную форму, опадают целиком, затем перекатываются ветром по песчаному побережью или плавают в воде и, уже задержавшись где-нибудь, постепенно распадаются. Очень любопытен и способ распространения *змеевки растопыренной* (Cleistogenes squarrosa) — одного из характерных растений степей и пустынь Евразии (рис. 194, *2*). Стебли этого вида при плодах змеевидно изгибаются и обламываются у своего основания. Сцепляясь друг с другом, они образуют легко переносимое ветром перекати-поле, причем зерновки постепенно выпадают не только из верхушечной метелки, но и из пазух стеблевых листьев, где находятся укороченные веточки с клейстогамными колосками.

У злаков почти одинаково представлено распространение диаспор с помощью ветра и животных, а во многих случаях диаспоры могут распространяться обоими путями (например, у обычного в степях Евразии *ковыля-тырсы* — Stipa capillata). По-видимому, во многих группах злаков в ходе эволюции шел переход от преимущественно зоохорного способа распро-

странения к преимущественно анемохорному. Так, в роде вейник диаспоры более древних, лесных видов (вейника тростниковидного и др.) имеют длинные коленчато согнутые ости и пучок коротких жестких волосков на каллусе — приспособление к зоохории, а диаспоры относительно более молодого вида *вейника наземного* (Calamagrostis epigeios) снабжены очень короткой остью и пучком очень длинных (длиннее цветковых чешуй) волосков на каллусе, распространяясь исключительно анемохорно. Виды нередко объединяемого с ковылем, но более примитивного рода *чий* (Achnatherum) также имеют небольшие зоохорно распространяющиеся диаспоры, в то время как среди ковылей известны высокоспециализированные анемохорные виды с очень длинными (40 см и более), дважды коленчато согнутыми и перистоволосистыми в верхней части остями. Длинный и острый каллус с направленными вверх жесткими волосками дает возможность диаспорам ковылей как бы ввинчиваться в почву. При этом верхняя, горизонтально расположенная часть ости закрепляется среди других растений, а ее нижняя, скрученная часть обладает гигроскопичностью и при изменениях влажности то скручивается, то раскручивается, продвигая цветковые чешуи с зерновкой все глубже и глубже в почву. У некоторых ковылей, способных распространяться на шерсти животных, например у ковылятырсы, диаспоры могут ввинчиваться в их кожу, причиняя животным серьезный ущерб.

Увеличение парусности диаспор у анемохорных злаков особенно часто осуществляется за счет длинных волосков, которые могут располагаться по бокам нижней цветковой чешуи (у *перловника трансильванского* — Melica transsilvanica), на сильно удлиненном каллусе нижней цветковой чешуи (у тростника), на членике оси колоска над основанием цветковых чешуй (у многих видов вейника), на сильно удлиненных остях (у многих ковылей). У распространенного в песчаных пустынях Евразии *селина перистого* (Stipagrostis pennata) ость делится на 3 перистоволосистые ветви, напоминая по своему облику парашют. У многих видов хлориса парашютное устройство выглядит как поперечный ряд длинных волосков в верхней части нижних цветковых чешуй, а у *девятиостника персидского* (Enneapogon persicus) — как поперечный ряд из 9 перистоволосистых остей. Легко переносятся ветром толстые, но очень легкие членики колосьев псаммофильных родов — *двучешуйника* (Parapholis) и *одночешуйницы* (Monerma). Парусность диаспор, состоящих из целого колоска, может увеличиваться за счет крылатых колосковых чешуй (у *канареечника* — Phalaris) или за счет их мешковидного вздутия (у *бекманнии* — Beckmannia). У *трясунки*



Рис. 211. Спинифекс жестковолосый (Spinifex hirsutus):

1 — побег мужского растения; *2* — колосок с мужскими цветками; *3* — побег женского растения; *4* — колосок с женским цветком.

(Briza) парусность диаспор-антециев увеличивается благодаря сильно расширенным и почти целиком перепончатым нижним цветковым чешуям.

Приспособления злаков к зоохории не менее разнообразны. Особенно часто их диаспоры-антеции имеют коленчато согнутые шероховатые ости и жесткие волоски на каллусе, однако у представителей рода *козлец* (Tragus) и некоторых других родов на спинке нижних цветковых чешуй рядами располагаются крючковатые шипы. У травянистого бамбукового *лептасписа улитковидного* (Leptaspis cochleata) опадающие вместе с зерновкой замкнутые и вздутые нижние цветковые чешуи покрыты мелкими крючковидно загнутыми на верхушке шипиками и легко прикрепляются к шерсти животных (рис. 197, *4*). У *колючещетинника* (Cenchrus) экзозоохорно распространяются довольно крупные колючие головки, состоящие из нескольких колосков, заключенных в обертку из расширенных и сросшихся в нижней части щетинок — видоизмененных веточек общего соцветия (рис. 202, *8—9*). Плодоносящие колоски тропического рода *лазиацис* (Lasiacis) распространяются птицами, которых привлекают богатые маслами утолщенные колосковые чешуи. Диаспоры многих видов *перловника* (Melica) имеют на верхушке оси колоска сочные придатки из недоразвитых цветковых чешуй и распространяются с помощью поедающих эти придатки муравьев.

Диаспоры многих водных и прибрежных злаков (например, зизании, манника и др.) обладают хорошей плавучестью и легко разносятся потоками воды, а некоторых других видов (например, овсов-овсюгов, рис. 212) способны к самостоятельному передвижению (автохории) за счет гигроскопического скручивания или раскручивания остей. В настоящее время чрезвычайно возросла как сознательная, так и бессознательная роль человека в распространении злаков. Значительно расширяются ареалы культивируемых видов нередко вместе со специфическими для них сорняками. Вводятся в культуру в качестве кормовых растений, а затем дичают многие злаки с других континентов (например, в СССР широко распространился пырей бескорневищный или *элимус новоанглийский* — Elymus novae-angliae, интродуцированный из Северной Америки). Многие уже давно введенные в культуру виды злаков потеряли свойственный их предкам способ распространения. Так, у культивируемых видов пшеницы, ржи, ячменя колосья не распадаются на членики; у культивируемого овса нет сочленений на оси колоска; у чумизы и *могара* (Setaria italica) нет сочленений у основания колосков, характерных для дикорастущих представителей этого рода. Только в культуре известны неспособные размножаться без помощи человека такие злаки, как кукуруза и бусенник.

При прорастании зерновки прежде всего начинает расти зародышевой корешок, а затем почечка зародыша, прикрытая колеоптилем. После выхода колеоптиля на поверхность почвы из него выступает первый лист проростка, который продолжает быстро удлиняться и принимает характерную для данного вида форму. У злаков различают 2 основных типа проростков: фестукоидный, когда первый лист проростка узкий и почти вертикально вверх направленный (он встречается у фестукоидных триб злаков), и паникоидный, когда первый лист проростка широкий (ланцетный или ланцетно-яйцевидный) и почти горизонтально отклоненный от оси побега (он известен у паникоидных триб). Кроме того, встречается промежуточный между ними эрагростоидный тип, а в последнее время выделены еще 2 типа — бамбузоидный и оризоидный, у которых на оси проростка вслед за колеоптилем следуют не обычные листья, а один или несколько катафиллов — чешуевидных листьев, причем при бамбузоидном типе, свойственном подсемейству бамбуковых, первый вполне развитый лист проростка построен по паникоидному типу, а при оризоидном типе, характерном для подсемейства рисовых, он более близок к фестукоидному типу.

Первоначальные варианты системы злаков основывались главным образом на легко бросающихся в глаза признаках в строении общих соцветий и колосков. Долгое время общепринятой была система известного специалиста по злакам — Э. Гаккеля (1887). Эта система была построена по принципу постепенного усложнения в строении колосков, от триб сорговых и просовых, обычно имеющих колоски с одним развитым цветком, и до бамбуковых, многие из которых имеют многоцветковые колоски очень примитивного строения. Однако уже в начале XX в. накопилось много новых данных по анатомии листьев и стеблей, строению зародыша и проростков, мелким деталям в строении цветков, строению крахмальных зерен, которые позволили коренным образом пересмотреть систему Гаккеля. Стало ясно, что основным направлением эволюции генеративных органов злаков было не их усложнение, а, напротив, упрощение: уменьшение количества цветков в колоске, цветковых пленок, тычинок и рыльцевых ветвей.

Важные данные для построения новой системы дало также изучение хромосом злаков, связанное с бурным развитием генетики. В классической работе Н. П. Авдулова, вышедшей в 1931 г., было установлено, что величина хромосом и их основное число (x) в семействе злаков являются признаками не только постоянными

в пределах большинства родов, но и характерными для более крупных подразделений этого семейства. Относительно мелкие хромосомы при основном числе, равном 6, 9 и 10, оказались свойственными преимущественно тропическим трибам злаков (сорговым, просовым, свинороевым и др.), а более крупные хромосомы при основном числе 7 — преимущественно внетропическим трибам мятликовых, овсовых, пшеницевых и др. В предложенной Авдуловым системе злаки были разделены на 2 подсемейства — *сахарнотростниковые* (Sacchariflorae) и *мятликовые* (Poatae). Последнее подсемейство, в свою очередь, делилось на 2 серии: *тростниковые* (Phragmitiformis) с более древними трибами, имеющими мелкие хромосомы, и *овсяницевые* (Festuciformis) с большинством внетропических триб злаков, имеющих крупные хромосомы обычно в числе, кратном 7.

Система Авдулова стала основой для последующих систем злаков, в которых первое место заняло подсемейство *бамбуковые* (Bambusoideae). На основании упомянутых выше признаков были выделены еще 5 подсемейств, одно из которых — *рисовые* (Oryzoideae) — занимает как бы промежуточное положение между бамбуковыми и другими злаками, а остальные 4 — *мятликовые* (Pooideae), *тростниковые* (Arundinoideae), *полевичковые* (Eragrostideae) и *просовые* (Panicoideae) — образуют постепенный переход от полного набора фестукоидных признаков, характерных для внетропических злаков, к полному набору паникоидных признаков, характерных для тропических злаков. Следует отметить, что различия между 4 последними подсемействами оказались не так уж выдержанными, как это казалось сначала, вследствие чего они признаются не всеми авторами. Так, среди просовых оказался целый ряд видов (в том числе в роде просо) с фестукоидной анатомией листьев (и, следовательно, без кранц-синдрома). Среди мятликовых, для которых характерны относительно крупные хромосомы с основным числом 7, имеются роды с мелкими хромосомами (например, *коротконожка* — Brachypodium) и роды с основным числом хромосом 6 (*канареечник* — Phalaris), 9 (перловник) и 10 (манник). В последнее время у двух фестукоидных злаков — *цингерии Биберштейна* (Zingeria biebersteinii) и *колподиума разноцветного* (Colpodium versicolor) — обнаружено наименьшее у высших растений общее число хромосом ($2n=4$) при основном хромосомном числе 2. Ранее такое число было известно только у одного американского вида из семейства сложноцветных. Даже в пределах одного и того же фестукоидного вида, средиземноморского эфемера *бора весеннего* (Milium vernale), выявлены расы с основными числами хромосом 5, 7 и 9.



Рис. 212. Злаки трибы овсовых.

Овес пустой, или овсюг (Avena fatua): *1* — нижняя часть растения; *2* — верхняя часть побега с общим соцветием; *3* — колосок; *4* — антеций. Овес посевной (A. sativa): *5* — антеций. Вейник наземный (Calamagrostis epigeios): *6* — нижняя часть растения; *7* — общее соцветие; *8* — колосковые чешуи; *9* — антеций. Лисохвост луговой (Alopecurus pratensis): *10* — общий вид; *11* — колосковые чешуи; *12* — нижняя цветковая чешуя.

К подсемейству бамбуковых в настоящее время относят не только роды с более или менее одревесневающими стеблями-соломинами, но и многие травянистые роды тропических лесов, сходные по анатомии листьев с типичными бамбуковыми и также почти всегда имеющие довольно широкие листовые пластинки, соединенные с влагалищами черешками. В целом бамбуковые отличаются чрезвычайно большим разнообразием в отношении жизненных форм и строения генеративных органов. Как уже отмечалось выше, некоторые роды этого подсемейства обладают признаками, совершенно несвойственными другим злакам, например очень длинными черешками листьев, перистым жилкованием листовых пластинок, многочисленными тычинками, спаянными в трубку нитями тычинок, орехообразными и ягодообразными зерновками и т. п. К сожалению, представители бамбуковых все еще недостаточно изучены. Основная причина этого заключается в большой редкости цветения бамбуковых с одревесневающими стеблями: большинство их цветет один раз в 30—120 лет и после цветения погибает. Коллекторы обычно собирают или только вегетативные ветви, или части цветущих ветвей, не обращая внимание на строение корневищ и влагалищеобразных листьев на молодых побегах, имеющих большое систематическое значение. Травянистые бамбуковые цветут ежегодно, однако их особи часто принимаются коллекторами за стерильные, так как соцветия у них обычно малозаметны. Например, у относительно недавно описанного южноамериканского рода *маклюролира* (Maclurolyra) соцветия скрыты под листьями, а у другого южноамериканского рода — *пирезии* (Piresia) — соцветия образуются на стелющихся побегах с чешуевидными листьями и часто скрыты под подстилкой из опавших листьев.

Травянистые бамбуковые распространены исключительно в тропиках, не поднимаясь в горы выше 850 м над уровнем моря. Большинство их (20 родов) сосредоточено в Центральной и Южной Америке, 5 родов — в Африке, 1 — на Новой Гвинее и 1 — стрептогина — в тропиках Африки, Южной Азии и Южной Америки. Бамбуковые с одревесневающими стеблями также в основном тропические растения, но среди них имеется целый ряд субтропических родов, а род саза заходит даже на Сахалин и Курильские острова, где климатические условия далеки от тропических. В горы они также идут значительно выше травянистых бамбуковых. Так, в Андах *сволнохлоа* (Swallenochloa) и *невролепис* (Neurolepis) поднимаются до 4000 м, в Гималаях некоторые виды *арундинарии* (Arundinaria) в более широком понимании этого рода и *тамнокаламуса* (Thamnocalamus) — до 3300 м, в горах Африки *арундинария альпийская* (Arundinaria alpina) — до 3000 м над уровнем моря. Наибольшее количество родов бамбуковых с одревесневающими стеблями (около 22) сосредоточено в Восточной и Южной Азии, в Америке их 15, на Мадагаскаре — 8, в континентальной Африке — 3, в Австралии — 2, на Новой Каледонии — 1 эндемичный род *греслания* (Greslania). В горах тропиков и внетропических областях Азии, Африки, Америки и Австралии распространен род арундинария в широком понимании (включая *многоветочник* — Pleioblastus и еще несколько близких родов), а в тропических областях этих же континентов — род *бамбук* (Bambusa) также в широком понимании (включая *гвадуа* — Guadua и некоторые близкие роды).

Травянистые бамбуковые в последнее время делят на 7—8 триб, многие из которых включают всего 1—2 рода, отличающихся, однако, совершенно несвойственными другим злакам особенностями строения колосков или вегетативных органов. Так, единственный род трибы *стрептогиновых* (Streptogyneae) — *стрептогина* (Streptogyna) с 2 встречающимися в тропических дождевых лесах обоих полушарий видами имеет однобокие колосовидные соцветия с многоцветковыми остистыми колосками и обоеполые цветки с 2 тычинками и 2 рыльцевыми ветвями. Последним свойственна замечательная особенность: они покрыты не волосками, а обращенными назад шипиками, сохраняются после цветения, становясь еще более жесткими, и служат для распространения зерновок путем экзозоохории (рис. 204, *2—4*). Единственный род трибы *стрептохетовых* (Streptochaeteae) — *стрептохета* (Streptochaeta) с 2 распространенными в американских тропиках видами имеет колосовидные общие соцветия и колоски с одним обоеполым цветком, 3 очень крупные лодикулы, 6 тычинок и 3 очень коротковолосистые рыльцевые ветви (рис. 204, *7*, *8*).

Единственный монотипный род трибы *аномохлоевых* (Anomochloeae) — *аномохлоа* (Anomochloa) из Бразилии по облику напоминает скорее представителей семейства марантовых, чем какой-либо злак (рис. 197, *7*). Он имеет собранные близ основания стеблей листья с длинными (до 25 см) черешками и сердцевидными у основания пластинками. Обоеполые одноцветковые колоски расположены в пазухах очень крупных прицветников. Не менее оригинальны цветки. Они лишены лодикул и имеют 4 тычинки и столбик, переходящий в очень коротковолосистое нитевидное рыльце.

Из двух родов трибы *фарусовых* (Phareae) один — *фарус* (Pharus) — распространен в американских тропиках, другой — *лептаспис* (Leptaspis) — в тропиках Старого Света (рис.

197, *1—6*). Однополые одноцветковые колоски собраны в метелку. В цветке 6 тычинок, 3 рыльцевые ветви. Замечательная особенность трибы — листовые пластинки с перистым жилкованием (боковые жилки отходят под острым углом от средней жилки).

Два южноамериканских рода трибы *париановых* (Parianeae), для которых характерны распадающиеся на членики колосовидные общие соцветия с раздельнополыми одноцветковыми колосками, сильно отличаются друг от друга по строению цветков: *париана* (Pariana) имеет мужские цветки с многочисленными (10—40) тычинками, а *эремитес* (Eremites) — с 2 тычинками. Оба рода имеют 2 рыльцевые ветви, но у эремитеса они почти голые.

Наиболее крупная триба травянистых бамбуковых *олировые* (Olyreae) включает 14 родов, распространенных в тропической Америке, но один из видов — *олира широколистная* (Olyra latifolia) — широко распространился и в тропиках Старого Света. Кроме того, близкий, но иногда выделяемый в особую трибу род *бюргерсиохлоа* (Buergersiochloa) является эндемиком Новой Гвинеи. Однополые одноцветковые колоски олировых собраны в метелки или кисти. Цветковые чешуи при женских цветках, кожистые или хрящеватые, напоминают цветковые чешуи просовых. Лодикулы очень мелкие, их 2—3; тычинок обычно 3; довольно длинный столбик заканчивается 2 длинноволосистыми рыльцевыми ветвями.

Из бамбуковых с одревесневающими стеблями наиболее примитивной по строению колосков является триба *арундинариевых* (Arundinarieae), к которой принадлежит 8—10 родов, распространенных главным образом в субтропических и умеренно теплых областях Восточной и Юго-Восточной Азии, включая Гималаи и горные районы Северного Вьетнама. Кроме того, некоторые виды *арундинарии* (Arundinaria) в более широком понимании этого рода встречаются в Северной Америке (до 40° с. ш.), а также в горных районах тропиков Африки, Южной Азии и Австралии. Для этой трибы характерны лептоморфные корневища, относительно невысокие и слабоодревесневающие стебли, многоцветковые колоски, собранные в метелки или кисти. Цветки имеют 3 довольно крупные лодикулы, часто 6 тычинок и 3 рыльцевые ветви. Многие виды нередко объединяемого с арундинарией рода *многоветочник* (Pleioblastus, рис. 200, *1—4*), включающего кустарникообразные высотой до 3(5) м и карликовые высотой до 0,5 м. растения, культивируются в качестве декоративных растений в садах и парках субтропиков. В СССР распространена в культуре *псевдосаза японская* (Pseudosasa japonica), образующая густые заросли высотой до 3(4) м. *Саза курильская* (Sasa kurilensis) дальше всех других бамбуковых проникает на север: на Сахалине до 51° с. ш. Пестролистная *саза Вича* (S. veitchii) и крупнолистная *саза пальчатая* (S. palmata) введены в культуру в качестве декоративных растений. В садах и парках юга СССР можно встретить еще некоторые виды *зимнего бамбука* (Chimonobambusa) и *индокаламуса* (Indocalamus). Только в самое последнее время известному специалисту по бамбуковым — Содерстрему удалось установить правильное название широко культивируемого в садах и парках Европы так называемого *зонтичного бамбука* («umbrella bamboo»). Это стало возможным после того, как этот бамбук зацвел — впервые за 100 лет культуры! Оказалось, что это *тамнокаламус влагалищный* (Thamnocalamus spathaceus) — представитель рода, к которому под названием *тамнокаламус блестящий* (T. nitidus) принадлежит и культивируемый на юге СССР бамбук, ранее известный под названием *синарундинария блестящая* (Sinarundinaria nitida).

С арундинариевыми нередко объединяется близкая к ним триба *шибатеевых* (Shibataeae), имеющая, однако, в большей степени одревесневающие, сильно разветвленные стебли. Относительно немногоцветковые колоски образуются в большом количестве на сильно разветвленных цветущих ветвях и нередко окутаны чешуевидными или имеющими очень мелкие пластинки верхушечными листьями. Из 3—4 родов наиболее известен распространенный в Китае род *филлостахис*, или *листоколосник* (Phyllostachys), многие виды которого культивируются в качестве технических и декоративных растений. В СССР, как и во многих других странах, особенно распространен филлостахис бамбуковидный (рис. 200, *5—10*). Нередко культивируется в качестве декоративного растения и японская *шибатея кумасаза* (Shibataea kumasasa), при небольших размерах всего растения (высотой 0,5—1,5 м) имеющая довольно сильно одревесневающие и сильно разветвленные стебли.

В отличие от двух предыдущих триб представители трибы *бамбуковых* (Bambuseae) имеют пахиморфные корневища. Колоски у них обычно многоцветковые, с обоеполыми цветками, расположенные по одному или группами на цветущих ветвях; тычинок 6, реже 3, 2—3 (4) рыльцевые ветви. Это довольно полиморфная триба, объем которой не вполне ясен, так как к ней продолжают относить целый ряд родов с недостаточно выясненным систематическим положением, распространена в тропических странах обоих полушарий, преимущественно в Юго-Восточной Азии. Лишь наиболее крупный (около 80 видов) род трибы *бамбук* (Bambusa) встречается за пределами Азии — в тро-

пиках Австралии и Америки, где он представлен почти 30 видами. Некоторые виды бамбука высотой до 35 м широко культивируются в тропических странах в качестве технических растений. Имеются лианоподобные формы, стебли которых несут шипы и колючки стеблевого происхождения. Южнокитайский *бамбук сизоватый* (B. glaucescens) культивируется в качестве декоративного растения в садах и парках европейских субтропиков, в том числе в Закавказье.

К трибе *окситенантеровых* (Oxytenanthereae) принадлежит лишь распространенный в тропической Африке (но поднимающийся в горы до 2000 м) очень оригинальный монотипный род *окситенантера* (Oxytenanthera). Собранные в густые шаровидные общие соцветия колоски состоят из многих чешуй, но несут лишь один обоеполый цветок, нити 6 тычинок срастаются в длинную трубку, очень длинный столбик заканчивается 3 короткими рыльцевыми ветвями (рис. 193, *1—4*).

3—4 рода *дендрокаламусовых* (Dendrocalameae) распространены в Юго-Восточной Азии. Во многом они сходны с родами трибы бамбуковых, но имеют зерновки с сильно утолщенным и отделенным от семени околоплодником, орехообразные или костянкообразные. Тычинок обычно 6; довольно длинный столбик часто заканчивается неразветвленным рыльцем. У *гигантохлоа* (Gigantochloa) нити тычинок срастаются в трубку. Некоторые виды этой трибы, например *дендрокаламус прямой* (Dendrocalamus strictus) и *дендрокаламус гигантский* (D. giganteus), бывают высотой до 40 м.

У растений трибы *ческвеевых* (Chusqueae), как и у 4 предыдущих триб, пахиморфные корневища, но колоски одноцветковые, окутанные 4 чешуевидными листьями. Из 3 родов ческвеевых, распространенных в американских тропиках, род *ческвея* (Chusquea) содержит свыше 90 видов (рис. 193, *5—8*).

К последней трибе бамбуковых — *мелоканновым* (Melocanneae) — принадлежат 3 рода Юго-Восточной Азии: *мелоканна* (Melocanna), *схизостахиум* (Schizostachyum) с несколькими близкими родами и *охландра* (Ochlandra), из которых каждый, вероятно, заслуживает выделения в самостоятельную трибу. Они характеризуются главным образом сильно разветвленными общими соцветиями, несущими многочисленные чешуи, но еще не дифференцированными на колоски (в пазухах нижних цветковых чешуй часто расположено по 2—3 цветка со своими прицветничками). Как уже отмечалось выше, мелоканна имеет очень крупные (величиной с яблоко) оранжево-красные ягодообразные зерновки обратногрушевидной формы (рис. 193, *9—10*). Тычинок у этого рода (5) 6 (7); столбик довольно длинный с 2—3 рыльцевыми ветвями. Виды схизостахиума (их более 25) отличаются от мелоканны в основном строением плодов: зерновки у них орехообразные и значительно меньшего объема. Род охландра с 10—15 видами замечателен строением цветков. Они имеют 8 и более цветковых пленок, 6—120 свободных или частично срастающихся друг с другом тычинок, длинный столбик, заканчивающийся 3—6 рыльцевыми ветвями. Зерновки охландры относительно небольшие, хотя имеют мясистый околоплодник (костянкообразные).

Подсемейство *рисовые* (Oryzoideae) во многих отношениях (например, по анатомии листьев, строению зародыша и проростков) занимает как бы промежуточное положение между бамбуковыми и мятликовыми. Для представителей этого подсемейства характерны сплюснутые с боков колоски с одним вполне развитым обоеполым или однополым цветком, тычинок обычно 6, реже 3, 4 или 1. К этой группе злаков прежде относили лишь одну трибу рисовых, однако в последнее время к ней присоединяют еще 2 тропические трибы.

Самая большая триба подсемейства — *рисовые* (Oryzeae) — объединяет 9—10 родов, виды которых являются прибрежными или болотными растениями и распространены преимущественно в тропических, отчасти в умеренно теплых областях обоих полушарий. Из них наиболее известен рис, один из видов которого — рис посевной — одно из основных пищевых растений (рис. 196, *1—5*). Близкородственная рису *леерсия рисовидная* (Leersia oryzoides) широко распространена по берегам водоемов и на болотистых лугах северного полушария, в том числе и на территории СССР. Из родов с однополыми колосками, иногда выделяемых в самостоятельную трибу зизаниевых (Zizanieae), наиболее известен водяной рис, или зизания, с 4 видами, из которых *зизания широколистная* (Zizania latifolia) встречается в Восточной Азии (рис. 196, *6—9*), а 3 вида: *зизания водяная* (Z. aquatica), *зизания болотная* (Z. palustris) и *зизания техасская* (Z. texana) — в Северной Америке. Довольно крупные зерновки зизании служат хорошим кормом для травоядных животных и водоплавающей птицы, вследствие чего эти растения (в СССР однолетник — зизания болотная и многолетник — зизания широколистная) часто разводят в водоемах охотничьих хозяйств. Прежде зерновки зизании использовались также в пищу индейцами Северной Америки, а молодые побеги и корневища зизании широколистной (особенно основания побегов, пораженные особым видом головневого грибка) и в настоящее время используются в Китае в качестве овоща.

Зизания и леерсия нередко встречаются в довольно глубоких водоемах, но среди рисовых есть и настоящие водные растения, например южноазиатская *гигрориза* (Hygroryza) с розетками коротких и широких листьев, плавающих на поверхности воды с помощью вздутых влагалищ.

Из трибы *филлорахисовых* (Phyllorachideae) 2 рода — монотипный *филлорахис* (Phyllorachis) и *гумбертохлоа* (Humbertochloa) с 2 видами — распространены во влажных тропических лесах Африки и Мадагаскара. Для филлорахисовых очень характерны однополые колоски, собранные односторонними колосьями с листовидно расширенной осью, и особенно листья с широколанцетными, у основания стреловидными пластинками, не встречающимися у всех других злаков (рис. 196, *10—13*).

Из трибы *эрхартовых* (Erharteae), систематическое положение которой еще не вполне ясно, 3 рода распространены в тропических и умеренно теплых областях Старого Света, главным образом в Южной Африке, а также в Австралии и Новой Зеландии. Наиболее крупный род — *эрхарта* (Ehrharta) включает около 25 видов, из которых более 20 являются эндемиками Южной Африки. Виды австралийского рода *тетраррена* (Tetrarrhena) имеют в цветке 4 тычинки.

Подсемейство *мятликовых* (Pooideae), к которому принадлежит значительное большинство внетропических злаков, характеризуется полным набором фестукоидных признаков: типом анатомии листовых пластинок, типом зародыша, типом строения лодикул и т. п. Из тропических злаков лишь немногие, обычно высокогорные или адвентивные виды принадлежат к этому подсемейству. При обычно принимаемом в настоящее время более узком понимании объема подсемейства мятликовых к нему принадлежат около 15 триб, из которых мы отметим только важнейшие и наиболее известные.

К трибе *пшеницевых* (Triticeae) принадлежат около 20 родов, распространенных во внетропических областях обоих полушарий и в горных районах тропиков. Представители этой трибы легко узнаются по общим соцветиям — колосьям, обычно многоцветковым колоскам, волосистой на верхушке завязи, довольно крупным эллипсоидальным зерновкам с линейным рубчиком, строению крахмальных зерен (см. выше с. 355 рис. 205). Из родов этой трибы следует в первую очередь отметить такие важнейшие продовольственные и кормовые культуры, как пшеница, рожь и ячмень, на которых мы остановимся более подробно ниже. Многие многолетние злаки из родов *пырей* (Elytrigia), *житняк* (Agropyron), *элимус* (Elymus), *колосняк* (Leymus), *ячмень* (Hordeum) играют большую роль в сложении растительных группировок, а также являются весьма ценными кормовыми растениями. Особенно широко известен *пырей ползучий* (Elytrigia repens) — обычнейшее растение почти на всей территории СССР. Этот вид может быть злостным сорняком на полях и плантациях различных культур, но образованные преимущественно им пыреевые луга и залежи дают большое количество хорошего сена. В степных районах большое кормовое значение имеют виды житняка: «ширококолосый» *житняк гребенчатый* (A. pectinatum, рис. 213, *3—5*) и «узкоколосые» *житняк пустынный* (A. desertorum) и *житняк ломкий* (A. fragile), введенные в культуру в качестве засухоустойчивых кормовых растений. Прекрасными закрепителями песков являются многие псаммофильные виды колосняка, отличающиеся очень крупными размерами всего растения: на севере Европы — *колосняк песчаный* (Leymus arenarius), на юге Евразии — *кистистый*, или *гигантский* (L. racemosus), на востоке Азии — *мягкий* (L. mollis). Среди пшеницевых много однолетников — древнесредиземноморских эфемеров, к которым принадлежат виды очень близкого к пшенице рода *эгилопс* (Aegilops), виды *мортука* (Eremopyrum) и *ячменя* (Hordeum). К пшеницевым примыкает небольшая (2 рода и около 20 видов) триба *коротконожковых* (Brachypodieae), отличающихся от них главным образом более мелкими хромосомами. Виды *коротконожки* (Brachypodium) распространены в лесах умеренно теплых областей северного полушария и в горных районах тропиков, а виды *двуколоски* (Trachynia) являются древнесредиземноморскими эфемерами (рис. 201, *14*).

Триба *костровых* (Bromeae), насчитывающая 7—10 родов, по строению зерновок очень близка к предыдущей трибе, но по строению общих соцветий (метелки или кисти) и некоторым другим признакам — к 2 следующим трибам. К многолетнему роду кострец принадлежат многие обычные виды лугов и степей, в том числе введенный в культуру в качестве кормового растения *кострец безостый* (Bromopsis inermis) и *кострец береговой* (B. riparia). Многие виды однолетних родов *костер* (Bromus) и *неравночешуйник* (Anisantha) принадлежат к числу характернейших древнесредиземноморских эфемеров. Однако среди костров есть и сорняки, проникшие далеко на север вместе с посевами зерновых культур, например *костер ржаной* (B. secalinus). Монотипный азиатский род *буассьера* (Boissiera) имеет 5—9 остей на каждой из нижних цветковых чешуй колоска.

Более 50 родов трибы овсовых широко распространены во внетропических областях обоих полушарий и в горных районах тропиков.

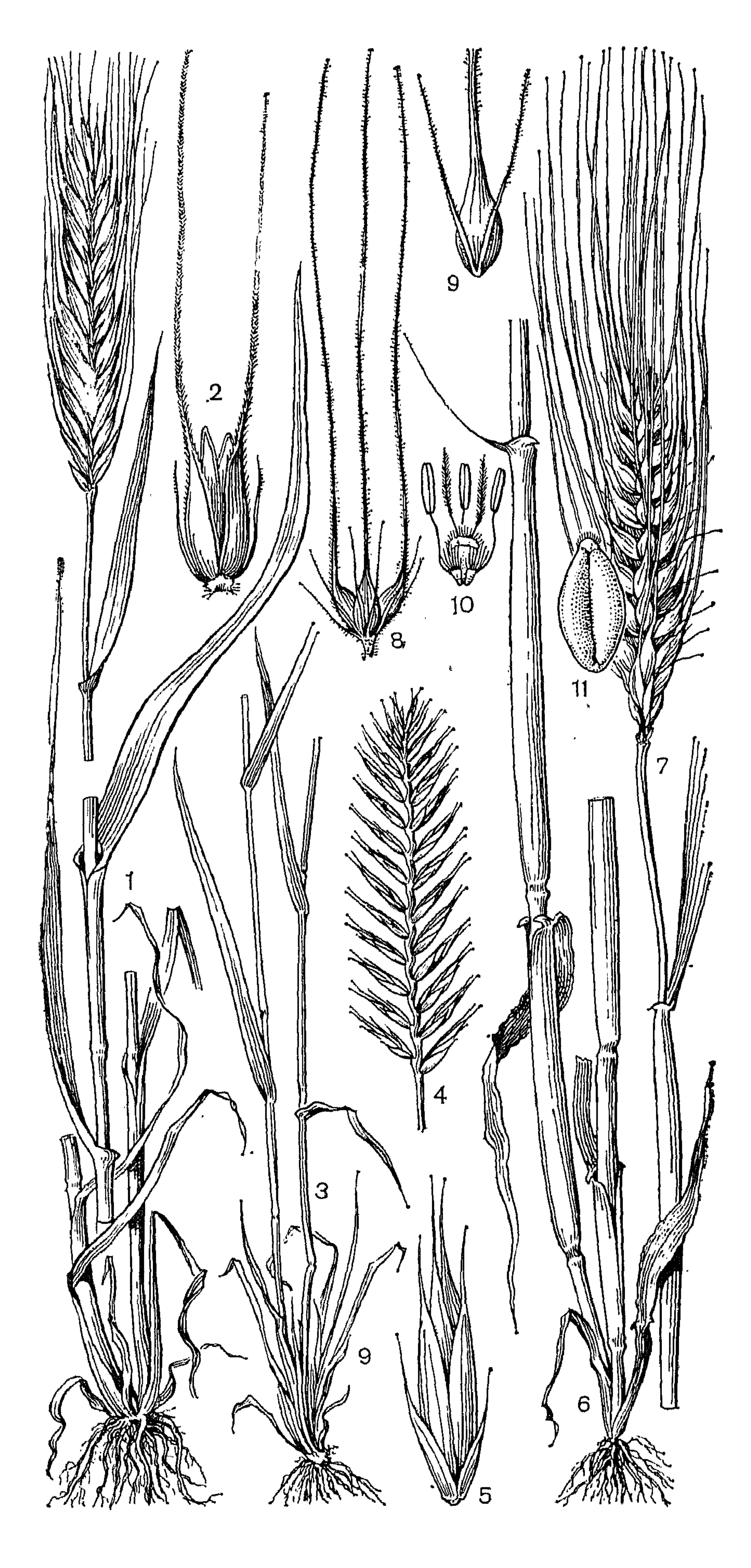


Рис. 213. Злаки трибы пшеницевых.

Рожь посевная (Secale cereale): *1* — общий вид; *2* — колосок. Житняк гребенчатый (Agropyron pectinatum): *3* — нижняя часть растения; *4* — общее соцветие; *5* — колосок. Ячмень обыкновенный (Hordeum vulgare): *6* — нижняя часть растения; *7* — общее соцветие; *8* — группа из трех колосков; *9* — центральный колосок; *10* — цветок; *11* — зерновка.

Хотя триба овсовых традиционно признается почти всеми авторами, отличия ее от следующей трибы незначительны. Это относительно крупные, часто почти целиком перепончатые колосковые чешуи, обычно присутствие остей, отходящих не от верхушки, а от спинки нижних цветковых чешуй. Многоцветковые или одноцветковые колоски овсовых обычно собраны в общие соцветия — метелки, редко кисти или колосья. К овсовым принадлежит такой важный в хозяйственном отношении род, как овес с широко культивируемым *овсом посевным* (Avena sativa), известным сорняком посевов овса — *овсюгом* (A. fatua) и многими видами — древнесредиземноморскими эфемерами (рис. 212). Доминантами растительных группировок в степях нередко являются *тонконог* (Koeleria) и *овсец* (Helictotrichon), а на лугах — *щучка* (Deschampsia), *полевица* (Agrostis) и *вейник* (Calamagrostis). Последние два рода имеют одноцветковые колоски и прежде вместе с другими одноцветковыми овсовыми выделялись в особую трибу *полевицевых* (Agrostideae). Из рода вейник, насчитывающего свыше 150 видов, в Евразии, в том числе на территории СССР, наиболее распространены длиннокорневищный *вейник наземный* (Calamagrostis epigeios, рис. 212, *6—9*) и дерновинный *вейник тростниковидный* (C. arundinacea), часто в изобилии разрастающиеся на лесных вырубках и препятствующие возобновлению леса. Из овсовых нередко выделяются в качестве самостоятельных небольшая триба *канареечниковых* (Phalarideae) с такими родами, как *зубровка* (Hierochloë), *душистый колосок* (Anthoxanthum) и *канареечник* (Phalaris), а также триба *тимофеевковых* (Phleeae) с такими известными луговыми растениями, введенными в культуру, как *тимофеевка луговая* (Phleum pratense) и *лисохвост луговой* (Alopecurus pratensis).

Триба *мятликовых* (Poeae) по количеству родов (свыше 50) и по ее широкому географическому распространению сходна с трибой овсовых, отличаясь от нее лишь обычно более мелкими колосковыми чешуями, не отличающимися по консистенции от цветковых чешуй, и верхушечными остями, если последние имеются. Сюда относятся прежде всего содержащие более 300 видов роды *овсяница* (Festuca) и *мятлик* (Poa), к которым принадлежат многие обычные растения наших лугов, степей и лесов, имеющие большое кормовое значение (рис. 195). Из луговых видов этих родов можно отметить *овсяницу луговую* (F. pratensis) и *овсяницу красную* (F. rubra), *мятлик луговой* (P. pratensis), *мятлик обыкновенный* (P. trivialis) и *мятлик болотный* (P. palustris), из степных — *овсяницы-типчаки* (F. valesiaca и др.), являющиеся доминирующими растениями очень

широко распространенных типчаковых степей, *мятлик узколистный* (P. angustifolia). Почти повсеместный сорняк *мятлик однолетний* (P. annua) отличается необыкновенной выносливостью. Почти не имея периода покоя зерновок, он быстро прорастает, развивается и зацветает, давая в год несколько поколений. Осенние экземпляры этого вида могут перезимовывать даже в цветущем состоянии, продолжая свое развитие весной следующего года. Из других родов трибы стоит упомянуть род *плевел* (Lolium), по общим соцветиям-колосьям сходный с видами пырея, но значительно более близкий к овсяницам, с которыми нередко образует гибриды. *Плевел многолетний* (L. perenne) и *плевел многоцветковый* (L. multiflorum) — очень ценные кормовые и газонные растения, а *плевел опьяняющий* (L. temulentum) прежде был злостным сорняком в посевах ржи, пшеницы и других культур. В зерновках последнего вида постоянно присутствует особый грибок, вырабатывающий ядовитое вещество темулин. Потому примесь их в хлебе или кормах приводила к серьезным отравлениям людей и домашних животных. В настоящее время в связи с более высоким уровнем культуры земледелия этот вид стал большой редкостью. Очень ценной кормовой и газонной культурой является *ежа сборная* (Dactylis glomerata). На приморских и внутриконтинентальных солончаках и солонцах нередко доминируют многочисленные виды *бескильницы* (Puccinellia), также являющиеся хорошими кормовыми растениями.

Относительно небольшая (7—9 родов и около 150 видов) триба *перловниковых* (Meliceae) отличается от предыдущих триб главным образом строением лодикул, как бы обрубленных сверху и слипающихся друг с другом спереди, а также замкнутыми влагалищами и основным числом хромосом, равным 9 или 10. Основные роды — *перловник* (Melica), виды которого встречаются в лесах, степях и на обнажениях горных пород, и *манник* (Glyceria), приуроченный к наиболее влажным местообитаниям — берегам водоемов, болотам, болотистым лугам и лесам.

Из 10—12 родов трибы *ковылевых* (Stipeae), имеющих такой примитивный признак, как присутствие 3 довольно крупных лодикул, но во многих других отношениях являющихся очень высокоспециализированными, наиболее известны роды *ковыль* (Stipa) и *чий* (Achnatherum), к которым принадлежат многие виды, характерные для степей и пустынь. Очень красивые во время колошения ковылей ковыльные степи когда-то были распространены на значительных пространствах юга нашей страны, но в настоящее время сохранились только



Рис. 214. Злаки из триб ковылевых и белоусовых.

Ковыль перистый (Stipa pennata): *1* — основание растения; *2* — общее соцветие; *3* — нижняя цветковая чешуя с остью; *4* — она же без ости; *5* — цветок. Ковыль волосатик, или тырса (S. capillata): *6* — общее соцветие; *7* — нижняя цветковая чешуя с остью. Белоус торчащий (Nardus stricta); *8* — общий вид; *9* — часть колоса с 3 колосками; *10* — цветок.

в заповедниках, на склонах балок и лесных полянах, а также в горных районах. Из ковылей — доминантов степных группировок растительности особенно распространены в СССР *ковыль-тырса* (S. capillata, рис. 214, *6*,*7*) с голыми остями и *ковыль перистый* (S. pennata, рис. 214,*1—5*), *ковыль красивейший* (S. pulcherrima), *ковыль Залесского* (S. zalesskii), *ковыль Лессинга* (S. lessingiana) и другие с перистыми остями. Образующий очень крупные и густые дерновины *чий блестящий* (Achnatherum splendens) также играет видную роль в степях и полупустынях Казахстана, Средней Азии и Южной Сибири.

К трибе *белоусовых* (Nardeae) принадлежит только один вид — *белоус торчащий* (Nardus stricta, рис. 214, *8—10*), нередко являющийся доминантом равнинных и нагорных лугов Европы, Кавказа и Малой Азии. Имеются также изолированные местонахождения в Сибири близ Байкала и на северо-востоке Северной Америки, вероятно результат заносов. Этот вид обособлен от остальных внетропических злаков. В его одноцветковых колосках отсутствуют лодикулы, редуцированы колосковые чешуи, а завязь переходит на верхушке в неразветвленное и покрытое сосочками рыльце, встречающееся среди других злаков только у немногих бамбуковых.

Небольшое подсемейство *тростниковых* (Arundinoideae) показывает много общих черт с мятликовыми. Для тростниковых характерны мелкие хромосомы при основном числе, равном 6, 9 или 12, арундиноидный тип анатомии листовых пластинок и арундиноидный тип строения зародыша, более близкий к паникоидному, чем к фестукоидному типу.

Единственный род трибы *молиниевых* (Molinieae) *молиния* (Molinia) представлен всего 3—5 видами, распространенными в Европе, Северной Африке, Западной и Восточной Азии. Восточноазиатские виды иногда выделяются в особый род *молиниопсис* (Moliniopsis). Наиболее распространенный в Европе вид *молиния голубая* (Molinia coerulea) встречается в разреженных лесах, на лесных полянах, болотистых лугах и имеет одну характерную особенность. При довольно значительных размерах всего растения (высотой 40—180 см) цветущие стебли состоят у нее почти только из одного, но очень длинного междоузлия под соцветием. Молиниевые показывают некоторое родство с трибой перловниковых предыдущего подсемейства, и положение их среди тростниковых вызывает некоторое сомнение.

К трибе *тростниковых* (Arundineae) принадлежат всего 2 рода: *тростник* (Phragmites) с 5 видами и *арундо* (Arundo) с 3 видами, для которых характерны высокие многоузловые стебли, сильно развитые корневища и многоцветковые колоски, несущие длинные волоски. *Тростник обыкновенный* (P. australis, рис. 208, *1—2*) является почти космополитом и образует большие заросли по берегам водоемов, в болотистых лесах. *Арундо тростниковый* (рис. 208, *3—7*) распространен главным образом в Средиземноморье, Западной, Средней и Южной Азии.

Единственный род трибы *кортадериевых* (Cortaderieae) *кортадерия*, или *пампасская трава* (Cortaderia), около 25 видов которого распространены в Южной Америке и Новой Зеландии, отличается от родов трибы тростниковых прежде всего габитуально. Это высокие растения, образующие очень густые дерновины с узкими и жесткими листьями. Двудомная *кортадерия Селло*, или *пампасская трава* (C. selloana), введена в культуру в качестве декоративного растения и очень красива в одиночных посадках, особенно во время колошения, благодаря крупным шелковисто-волосистым метелкам (табл. 45, *3*, *4*).

Около 30 родов трибы *дантониевых* (Danthonieae) встречаются во внетропических странах и горных районах тропиков, но преимущественно в южном полушарии. В отношении многих признаков эта триба занимает промежуточное положение между подсемействами тростниковых и полевичковых. Кроме того, многие роды трибы (особенно виды *дантонии* — Danthonia) по внешнему облику очень сходны с родами трибы овсовых из подсемейства мятликовых.

Подсемейство *полевичковых* (Eragrostideae) по анатомическому строению листьев и наличию кранц-синдрома уже значительно более близко к паникоидным злакам, но по внешним морфологическим признакам показывает большое сходство с 2 предыдущими подсемействами. Зародыш полевичковых также более сходен с паникоидными злаками, но имеет характерный для фестукоидных злаков эпибласт. Среди полевичковых обычны такие несвойственные фестукоидным злакам признаки, как замещение перепончатого язычка поперечным рядом густых волосков и сильно удлиненные основания рыльцевых ветвей. Полевичковые преимущественно тропическое подсемейство, но приуроченное главным образом к засушливым районам тропиков. Из 8—10 триб этого подсемейства здесь указаны только важнейшие.

Прибрежницевые (Aeluropodeae) — небольшая триба галофильных злаков со стелющимися надземными побегами и обычно многоцветковыми колосками. Кроме широко распространенного на солончаках Евразии и Северной Африки рода *прибрежница* (Aeluropus), к ней принадлежат еще 3—4 американских рода, из

которых *дистихлис* (Distichlis) представлен многими видами в североамериканских прериях.

Для трибы *хохолконосниковых* (Pappophoreae), 4 рода которой распространены в тропических, субтропических, а отчасти и в умеренно теплых областях обоих полушарий, особенно характерно строение нижних цветковых чешуй. Они переходят в верхней части в 5—23 голых или перистоволосистых ости. В горных районах юга СССР встречаются 2 вида *девятиостника* (Enneapogon) с 9 остями на нижних цветковых чешуях.

К трибе *полевичковых* (Eragrostideae) принадлежат более 50 родов, многие из которых выходят за пределы тропиков. Многоцветковые или одноцветковые колоски обычно собраны в метелки. Из встречающихся в СССР родов можно отметить *змеевку* (Cleistogenes) — преимущественно степные и полупустынные растения с клейстогамными колосками во влагалищах стеблевых листьев (рис. 194, *1—3*), *полевичку* (Eragrostis), некоторые виды которой являются сорняками полей и плантаций различных культур, *скрытницу* (Crypsis) с поздноразвивающимися однолетними видами, обитающими на прибрежных отмелях, солончаках и песках. Последний род вместе с широко распространенным в тропиках родом *споробол* (Sporobolus) имеет мешочковидные зерновки и на этом основании иногда выделяется в особую трибу *спороболовых* (Sporoboleae).

Триба *свинороевые*, или *хлорисовые* (Cynodonteae, или Chlorideae), не уступающая предыдущей по числу родов, отличается от нее лишь упорядоченным расположением колосков на одной стороне колосовидных веточек, расположенных, в свою очередь, очередно или пальчато на оси общего соцветия, а также более частой редукцией количества цветков в колосках до 1—2. Нередко обе трибы объединяются под приоритетным названием свинороевые. В СССР, как и в других внетропических странах Евразии, представлены лишь немногие виды этой трибы, из которых наиболее известен злостный сорняк тропических и субтропических культур — *свинорой пальчатый* (Cynodon dactylon). Этот вид имеет длинные ползучие подземные побеги и стелющиеся надземные побеги с соцветиями из 3—8 пальчаторасположенных колосовидных веточек (рис. 194, *4—5*). Для прерий Северной Америки очень характерны *трава бизонов* (Buchloë dactyloides, рис. 194, *6—9*) и многие виды рода *бутелуа* (Bouteloua), имеющие там большое значение в качестве пастбищных кормовых растений.

К трибе *триостренницевых* (Aristideae), распространенной преимущественно в пустынях и полупустынях обоих полушарий, принадлежат всего 2 близких рода: *триостренница* (Aristida) и *селин* (Stipagrostis), содержащие вместе более 300 видов. Во многих отношениях они сходны с родами трибы ковылевых в подсемействе мятликовых, но имеют ось нижних цветковых чешуй, разделенную на 3 ветви. У видов триостренницы все ветви ости голые, а у видов селина все или только одна из ветвей перистоволосистые, играющие роль высокоспециализированного летательного аппарата, подобного перистым остям ковылей. К роду селин принадлежат такие характерные виды среднеазиатских песчаных пустынь, как *селин перистый* (S. pennata) и *селин Карелина* (S. karelinii). Длинноостистые виды селина (например, *селин паутинистый* — S. arachnoïdea) из Средней Азии не уступают по красоте перистым ковылям.

Последнее подсемейство злаков — *просовые* (Panicoideae), пожалуй, во всех отношениях может быть принято за наиболее высокоспециализированное. Для него характерен полный набор паникоидных признаков, хотя встречаются и исключения. Как колоски, так и общие соцветия нередко очень сложно построены. Особенно распространено строго определенное расположение колосков по одному или группами по 2—3 на колосовидных веточках. Колоски обычно двуцветковые, но нижний цветок, как правило, редуцирован, хотя от него остаются одна или две цветковые чешуи. Две основные трибы подсемейства (иногда выделяют еще несколько небольших по объему триб) соответствуют 2 основным направлениям эволюции в строении колосков: у трибы просовых защита цветков и зерновок от внешних воздействий осуществляется за счет сильно отвердевающих (обычно кожистых и блестящих) цветковых чешуй развитого цветка, а у трибы сорговых — за счет колосковых чешуй при имеющейся тенденции к редукции цветковых чешуй (они обычно перепончатые или пленчатые).

В трибе *просовых* (Paniceae) около 80 родов и 2000 видов, распространенных преимущественно в тропических и субтропических областях обоих полушарий. Лишь некоторые виды наиболее крупных родов заходят в страны с умеренно теплым климатом обычно в качестве сорняков или культивируемых растений. К последним принадлежит широко известное и в СССР *просо посевное* (Panicum miliaceum) — представитель наиболее крупного рода злаков, содержащего свыше 600 видов. Выделяется по облику гавайский эндемик — *просо изахновидное* (P. isachnoides), вегетативные побеги которого с густо расположенными очень мелкими листочками похожи на многоцветковые колоски (рис. 202, *7*). Род *ежовник*, или *куриное просо* (Echinochloa), известен прежде

всего по почти космополитному (отсутствует в Арктике и северной части лесной зоны) сорняку — *ежовнику обыкновенному* (E. crus-galli), который наносит большой вред посевам и плантациям различных культур. Несколько видов ежовника являются специализированными сорняками риса. Однако в этом роде имеются и пищевые растения, дающие крупу: *ежовник хлебный* (E. frumentacea) из Южной Азии и *ежовник полезный* (E. utilis) из Восточной Азии. Культивируемые в качестве крупяных растений виды имеются также в очень больших по объему родах *гречка* (Paspalum) с 400 видами и *росичка* (Digitaria) с 350 видами. Это *гречка ямчатая* (P. scrobiculatum) и некоторые разновидности *росички кроваво-красной* (D. sanguinalis) и *росички египетской* (D. aegyptiaca), изредка разводимые в Индии и некоторых других странах Южной Азии. Среди видов обоих этих родов имеется много широко распространенных сорняков тропиков, из которых *гречка двуколосая* (P. paspaloides) в последнее время распространилась и на территории СССР — в Закавказье. Несколько видов росички в изобилии встречаются на песках приречных надлуговых террас на юге СССР. И гречка и росичка имеют общие соцветия, состоящие из односторонних колосовидных веточек с лентовидно расширенной осью. Для содержащего около 150 видов рода *щетинник* (Setaria) характерны густые колосовидные метелки, часть веточек которых видоизменена в щетинки, окружающие основание колосков. На юге умеренно теплой зоны и в субтропиках под названием могара, чумизы или гоми довольно часто культивируется *щетинник итальянский* (S. italica), дающий крупу и ценный концентрированный корм для домашних животных. *Щетинник зеленый* (S. viridis) и *щетинник сизый* (S. glauca), как и многие тропические виды этого рода, являются злостными сорняками посевов и плантаций различных культур. Гигантский лесной вид из Южной Азии — *щетинник пальмолистный* (S. palmifolia) с широкими, но суженными у основания листовыми пластинками культивируется в качестве декоративного растения в оранжереях. У близкого рода *перистощетинник* (Pennisetum) опадающие вместе с колосками щетинки часто несут волоски — это приспособление к анемохории. Благодаря таким щетинкам общие соцветия некоторых видов очень декоративны. Кроме того, один вид — *перистощетинник американский*, или *африканское просо* (P. americanum),— одно из важнейших пищевых растений Африки (дает крупу и муку). Название «американский» было дано этому виду К. Линнеем по ошибке. Близкий к нему *перистощетинник пурпурный* (P. purpureum) высотой до 3—5 м, называемый потому «слоновой травой», имеет большое кормовое значение в условиях тропиков. Дальнейшее усложнение соцветий имеет место у рода *колючещетинник* (Cenchrus), у которого видоизмененные в колючки щетинки срастаются друг с другом в обертку, окружающую группу из нескольких колосков и опадающую вместе с ними. Сорняк *колючещетинник немногоцветковый* (C. pauciflorus) в последнее время занесен и в СССР (рис. 202, *8—11*).

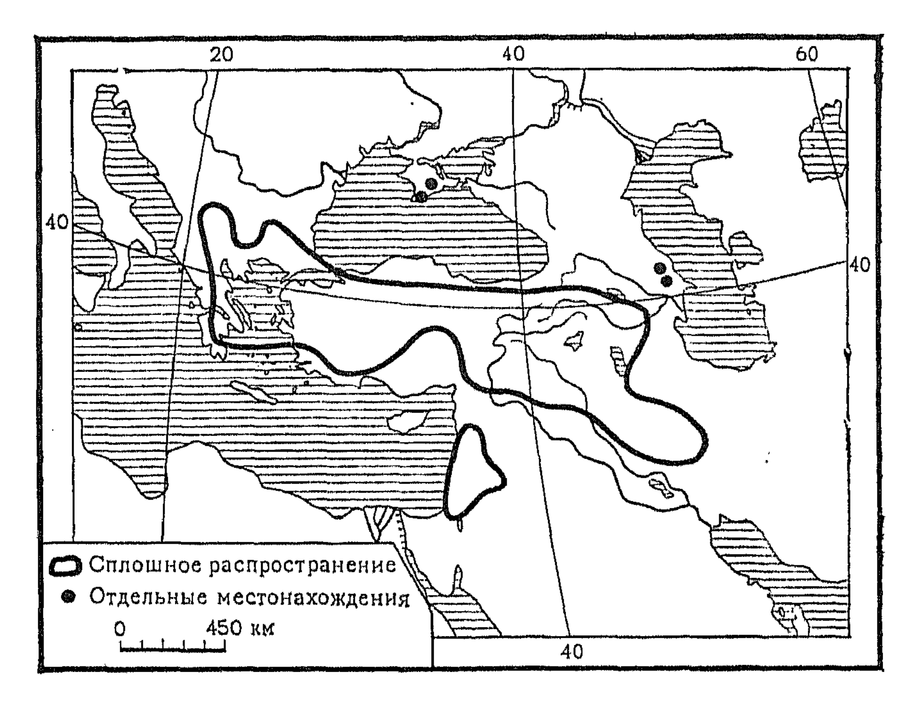
Широко представленная в тропиках триба *сорговых*, или *бородачевых* (Andropogoneae), объединяет около 100 родов, но по числу видов значительно уступает просовым. Она отличается исключительным разнообразием в строении колосков и общих соцветий. Так, у кукурузы колоски с женскими цветками сидят рядами на сильно утолщенной оси общих соцветий — початков, а у бусенника они расположены внутри как бы выточенных из кости ложных плодов различной формы. Кроме одного из важнейших пищевых и кормовых растений человечества — кукурузы, к сорговым принадлежат еще 2 рода, имеющие большое хозяйственное значение. К одному из них принадлежит *сахарный тростник* (Saccharum officinarum, табл. 45, *1*) — одна из основных культур для производства такого важного пищевого продукта, как сахар. Сочная сердцевина его стеблей, содержащая до 20% сахара, употребляется в пищу и без переработки — в качестве лакомства. Этот широко культивируемый почти во всех тропических странах вид имеет высокие (до 7—9 м) многоузловые стебли и метелки, веточки которых покрыты длинными серебристыми волосками (рис. 210, *1—2*). Другой очень важный в хозяйственном отношении род трибы — *сорго* (Sorghum), многие виды которого культивируются в качестве пищевых (крупяных) и кормовых растений, особенно в Африке, Южной и Восточной Азии. В Восточной Азии, в том числе и на юге Дальнего Востока, наиболее обычен *гаолян*, или *сорго жильчатое* (S. nervosum), в Средней Азии — *джугара*, или *сорго поникающее* (S. cernuum). *Суданка*, или *сорго суданское* (S. sudanense),— очень ценное кормовое растение. Некоторые разновидности *сорго сахарного* (S. saccharatum) широко используют для изготовления веников. Есть среди видов сорго и широко распространившийся в тропиках и субтропиках обоих полушарий злостный сорняк плантаций различных культур — *сорго алеппское*, или *гумай* (S. halepense, рис. 210, *3—5*). Много преимущественно тропических сорняков имеется и в других родах трибы.

Очень существенную роль сорговые играют в растительности саванн, нередко достигая там очень крупных размеров. Доминантом некото-

рых вариантов степей на юге СССР является *бородач обыкновенный* (Bothriochloa ischaemum), а близкий к нему, но более крупный вид *бородач средний* (B. intermedia) широко распространен в саваннах Южной Азии и Австралии. Некоторые сорговые имеют крупные и красивые общие соцветия и могут использоваться в качестве декоративных растений. Так, в скверах и парках Черноморского побережья Кавказа можно встретить посадки *веерника китайского* (Miscanthus sinensis) — одного из ближайших родичей сахарного тростника. Его веерообразно расширяющиеся кверху метелки с длинными волосками у основания колосков действительно очень красивы. Этот вид встречается в СССР и дико на юге Дальнего Востока. Очень красива во время колошения и *императа цилиндрическая* (Imperata cylindrica), обитающая в СССР на приречных и приморских песках и галечниках, в песчаных пустынях. Это длиннокорневищное растение с крупными цилиндрическими метелками, серебристыми от длинных шелковистых волосков, покрывающих основания колосковых чешуй. Однако тропические разновидности этого вида, известные под названием аланг-аланга, являются злостными сорняками плантаций.

Значение злаков в жизни человека настолько велико и разнообразно, что заслуживает специального рассмотрения. На первое место следует поставить хлебные и крупяные культуры, из которых пшеница, рис и кукуруза справедливо считаются основными пищевыми растениями человечества. По площади, занятой их посевами,— по данным 1980 г., около 225 млн. га — пшеница занимает первое место среди всех культивируемых растений. Хотя это в основном внетропическая культура, выведение целого ряда новых сортов (особенно мексиканских) значительно расширило площади, занимаемые этой культурой, и в пределах тропиков.

Число видов пшеницы (рис. 215) в их наиболее узком объеме достигает 20—27, значительное большинство которых известно только в культуре. Наиболее древними и, по-видимому, предковыми для всех остальных видов пшениц являются дикие диплоидные (с $2n = 14$) пшеницы-однозернянки: *беотийская* (Triticum boeoticum) и *Урарту* (T. urartu), распространенные в Юго-Западной Азии (в том числе в Южном Закавказье), в Крыму и на Балканском полуострове и имеющие легко распадающиеся на одноколосковые членики колосья. Кроме того, зерновки этих пшениц плотно заключены в цветковые чешуи и вымолачиваются из них с большим трудом. В процессе окультуривания пшеницы беотийской сформировалась *пшеница-однозернянка* (T. monococcum), отли-



Карта 12. Ареал дикорастущей пшеницы.

чающаяся от нее нераспадающимися колосьями, но еще сохранившая плохо обмолачивающиеся, так называемые пленчатые зерновки при небольшом их числе в колоске (1, редко 2). Именно зерновки этой пшеницы с небольшой примесью зерновок ее предка — пшеницы беотийской — были найдены при археологических раскопках в Иране и Турции, относящихся к 65—54 в. до н. э. Предполагают, что значительно более урожайные тетраплоидные (с $2n = 28$) и гексаплоидные (с $2n = 42$) пшеницы возникли не только в результате продолжавшегося окультуривания пшениц-однозернянок древними земледельцами, но и в результате гибридизации их с диплоидными видами близкородственного рода эгилопс (рис. 215, *10*). При этом сначала сформировались тетраплоидные пшеницы, которые делятся на группу двузернянок, или полб, и группу твердых пшениц, получивших свое название из-за стекловидной консистенции богатого белками эндосперма зерновок. Среди полб еще имеются дикорастущие виды с распадающимися колосьями: *пшеница двузернянковидная* (T. dicoccoides) и *пшеница араратская* (T. araraticum). Когда-то широко культивировавшаяся полба *пшеница-двузернянка* (T. dicoccon) в настоящее время лишь изредка высевается как крупяная культура и на опытных участках. К твердым пшеницам принадлежат только культивируемые виды *пшеница твердая* (T. durum), из зерновок которой получают богатую белками муку, идущую на приготовление высококачественных макаронных изделий, *пшеница тучная* (T. turgidum), некоторые разновидности которой имеют ветвистые колосья (так называемая ветвистая пшеница), и другие, значительно реже культивируемые виды. Если полбы еще имеют пленчатые зерновки, то твердые пшеницы уже принадле-

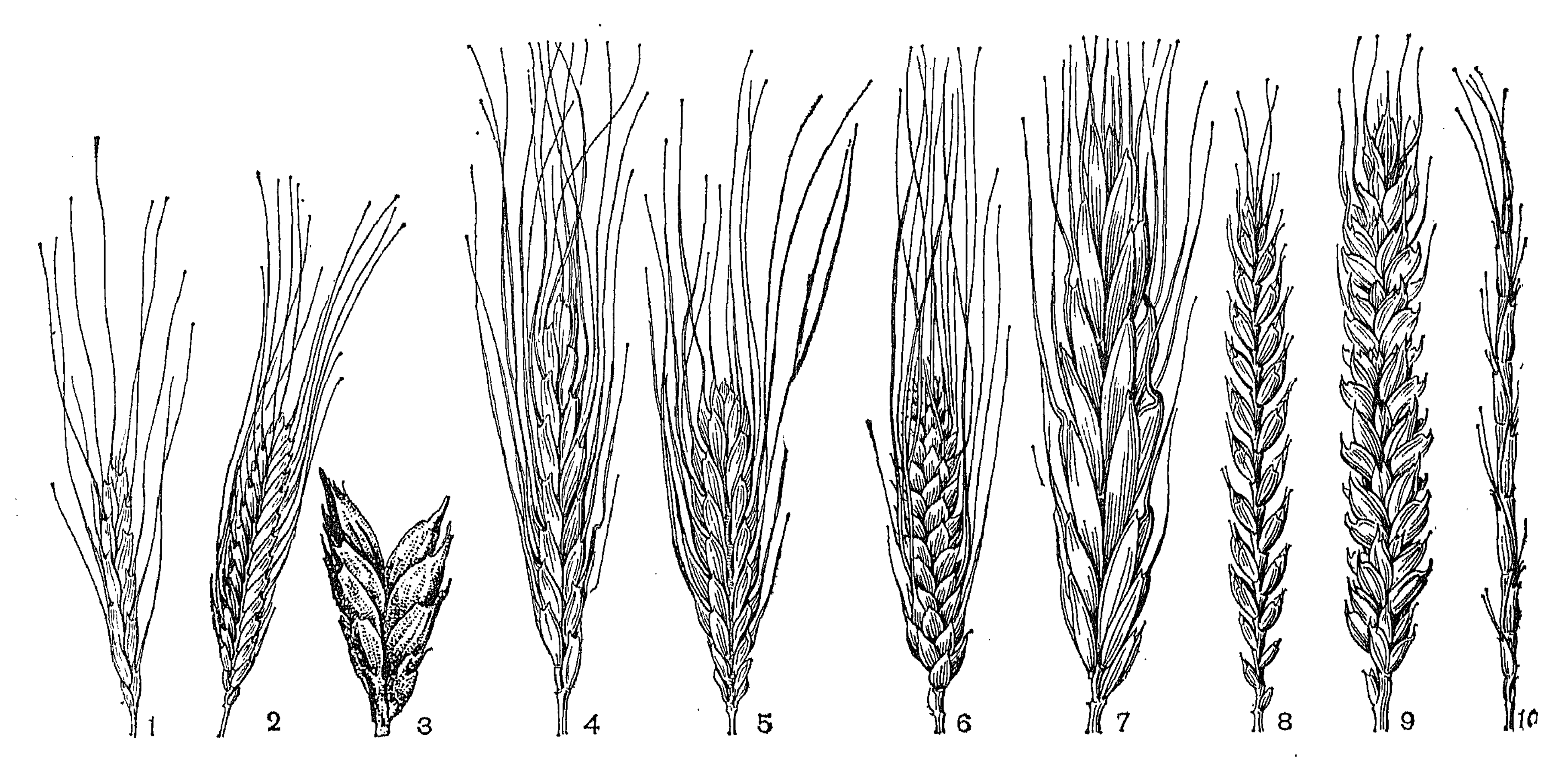


Рис. 215. Колосья разных видов пшеницы и эгилопса:

1 — пшеница беотийская (Triticum boeoticum); *2* — пшеница однозернянка (T. monococcum); *3* — часть колоса пшеницы однозернянки из археологических раскопок в окрестностях Эйслебена (ГДР); *4* — пшеница араратская (T. araraticum); *5* — пшеница двузернянка, или полба (T. dicoccon); *6* — пшеница твердая (T. durum); *7* — пшеница польская (T. polonicum); *8* — пшеница спельта (T. spelta); *9* — пшеница мягкая, или летняя (T. aestivum); *10* — эгилопс цилиндрический (Aegilops cylindrica).

жат к числу голозерных пшениц с легко обмолачивающимися зерновками.

Наиболее «молодые», гексаплоидные пшеницы представлены исключительно культивируемыми видами, из которых *пшеница спельта* (T. spelta) и *пшеница маха* (T. macha) — древнейшие и еще сохранившие пленчатые зерновки. Подобно полбе, в настоящее время они культивируются главным образом на опытных участках. Наконец, голозерная гексаплоидная *пшеница мягкая*, или *летняя* (T. aestivum), являющаяся своего рода вершиной эволюции пшениц, наиболее урожайна и культивируется почти по всему земному шару. Она представлена в настоящее время более чем 400 культивируемыми разновидностями, число которых увеличивается в связи с продолжающейся почти во всех странах селекцией этой замечательной культуры. Нельзя не отметить, что на опытных участках Всесоюзного института растениеводства (Ленинград) имеется богатейшая живая коллекция видов и разновидностей пшеницы, начатая по инициативе и при участии выдающегося советского биолога Н. И. Вавилова.

Подобно пшенице из стран Средиземноморья происходят и такие важнейшие хлебные и крупяные культуры, как рожь, ячмень и овес, сохранившие, однако, более тесные связи со своими дикорастущими родственниками, чем культивируемые пшеницы. *Рожь посевная* (Secale cereale, рис. 213) известна в культуре с конца бронзового века, а в настоящее время занимает относительно большие площади в Евразии, Северной и Южной Африке, Северной Америке, на юге Южной Америки и в Австралии. Предполагают, что рожь была введена в культуру человеком благодаря своеобразному естественному отбору. При продвижении культуры пшеницы к северу и в более высокогорные районы она нередко погибала и замещалась более холодостойкой *рожью сорно-полевой* (S. segetale), бывшей до этого сорняком в посевах пшеницы. Земледельцы вынуждены были в таких случаях собирать зерновки ломкоколосой ржи сорно-полевой, из которой в дальнейшем путем бессознательного отбора сформировалась рожь посевная с нераспадающимися колосьями. Кроме двух упомянутых видов ржи, несколько близкородственных многолетних видов, нередко объединяемых под названием *рожь горная* (S. montanum), встречаются в горных районах Средиземноморья и Западной Азии, в том числе на Кавказе. Стоит отметить, что в последнее время получены устойчивые гибриды между рожью и пшеницей — *тритикале* (Triticale), которые открывают новые возможности для селекции этих культур.

Культивируемые *ячмень обыкновенный* (Hordeum vulgare, рис. 213, *6—11*) и *ячмень двурядный* (H. distichon) — не только пищевые

(дающие перловую и ячневую крупу, муку, а также сырье для пивоваренной промышленности), но и важнейшие кормовые растения. Ближайший родоначальник и вероятный предок обоих культивируемых ячменей — *ячмень дикий* (H. spontaneum) с распадающимися при плодах на членики колосьями распространен на каменистых и мелкоземистых склонах стран Восточного Средиземноморья и Западной Азии, нередко встречается там и в качестве сорняка в посевах культивируемых ячменей. В археологических находках ячменей древнейшего возраста (около 7000 лет до н. э.) на территориях Иордании и Ирана встречаются только зерновки дикого ячменя. Позднее начинают встречаться формы с частично распадающимися колосьями, а затем уже зерновки возникшего в культуре ячменя двурядного. Ячмень обыкновенный, или многорядный (у него все 3 колоска в группах из 3 колосков сидячие и вполне развитые), являющийся в хозяйственном отношении наиболее ценным, по-видимому, произошел из двурядного ячменя путем мутации в условиях относительно более влажного климата. В настоящее время известно свыше 200 разновидностей культивируемых ячменей, основные площади под посевами которых находятся в Евразии, Северной Африке, Северной Америке и Аргентине, причем в Тибете ячмени культивируются до высот в 4600 м.

Хозяйственное использование культивируемых видов овса, из которых важнейшим является *овес посевной* (Avena sativa), во многом сходно с ячменем. Кроме таких ценных диетических продуктов, как овсяная крупа, овсяные хлопья и толокно, овес дает лучший концентрированный корм для домашних животных. Кроме того, как и ячмень, он часто высевается в смеси с бобовыми или без них для получения очень ценной в кормовом отношении зеленой массы. Примерно из 25 дикорастущих видов овса наиболее близок к овсу посевному и, по-видимому, является его предком *овсюг* (A. fatua) — обычный сорняк в посевах овса посевного. Он отличается легко распадающейся по сочленениям на членики осью колосков и значительно более развитыми, коленчато согнутыми остями (рис. 212, *1—4*). Вполне вероятно, что, подобно ржи, овес вошел в культуру, будучи сначала сорняком в посевах древнейших культивируемых видов пшеницы. В настоящее время овес широко культивируется в Евразии (на севере до 69,5° с.ш.) и Северной Америке.

Рис посевной (Oryza sativa, рис. 196, *1—5*) — важнейшее пищевое растение в тропических и субтропических странах. Насколько велико его значение, можно судить уже потому, что он служит основной пищей около 60% всего населения Земли. Особенно велики занятые этой культурой площади в Восточной, Юго-Восточной и Южной Азии, вероятно являющейся родиной риса посевного, так как он известен здесь с каменного века. В древнейших письменных источниках Китая упоминается, что уже в 2800 г. до н. э. рис широко культивировался и значился в числе 5 священных растений, куда входили также просо, пшеница, ячмень и соя. Предками риса посевного, вероятно, были виды этого рода с опадающими при плодах по сочленениям колосками, например *рис дикий* (O. rufipogon) — злостный сорняк посевов культивируемого риса. Рис дает крупу и муку, а также сырье для производства крахмала, пива, рисового масла и других продуктов. Рисовая солома используется на различные поделки и для производства бумаги. Благодаря выведению новых, скороспелых сортов стало возможным расширение культуры риса на территории СССР. Он стал культивироваться в бассейне Кубани, в Крыму, в дельте Волги, на юге Дальнего Востока.

Рис — влаголюбивое растение, вследствие чего его поля должны периодически затапливаться водой. Правда, имеются и так называемые суходольные сорта, но они значительно менее урожайны.

Другой важнейшей пищевой и кормовой культурой человечества является *кукуруза*, или *маис* (Zea mays, рис. 209). Посевы кукурузы имеются почти во всех тропических, субтропических и умеренно теплых областях обоих полушарий, но основными районами ее культуры являются Центральная и Южная Америка, США, Южная и Юго-Восточная Европа, Китай, Индия и Южная Африка. В противоположность всем другим культивируемым злакам кукуруза имеет американское происхождение. На юго-западе США, в Мексике, Центральной Америке, Перу и Чили она известна с древнейших времен, являясь одним из предметов культа (рис. 216). Остатки початков из пещер Мексики и прилежащих к ней стран имеют возраст в 3400—5000 лет, определенный с помощью радиоуглеродного метода. Початки того времени были небольшими (часто длиной 5—7 см), зерновки в них также были мелкими и одетыми хорошо развитыми цветковыми чешуями (т. е. пленчатыми). Очевидно, кукуруза прошла с тех пор длительный путь эволюции в направлении увеличения урожайности путем бессознательного, а затем и сознательного отбора. В отношении происхождения кукурузы еще не все ясно, однако очень вероятно, что ее непосредственным предком или одним из предков является распространенное в Мексике сорное растение (нередко сорняк посевов кукурузы) *теосинте мексиканская* (Euchlaena mexicana, рис. 209, *4—5*), внешне похожая на



Рис. 216. Изображение бога дождя и света древних жителей Чили с побегом кукурузы в левой руке.

кукурузу, но имеющая в пазухах верхних стеблевых листьев не початки, а двурядные колосья с распадающейся на членики осью. Род теосинте, включающий 4 вида, из которых 2 — многолетники, несомненно, самый ближайший родственник кукурузы и нередко даже присоединяется к этому последнему роду. Кроме того, кукуруза и теосинте мексиканская имеют одинаковое количество хромосом ($2n = 20$) и легко скрещиваются друг с другом. Предполагают, что эволюции кукурузы могла постоянно способствовать интрогрессивная гибридизация ее первичных форм с видами теосинте, а возможно, и с видами другого близкородственного рода *трипсакум* (Tripsacum, рис. 209, *7*).

Стоит отметить, что лишь в самое последнее время в отдаленном горном районе Мексики американо-мексиканской экспедицией был открыт второй многолетний вид теосинте, получивший название *«диплоидная многолетняя кукуруза»* (Zea diploperennis; его автор — X. Илтис — объединяет род теосинте с кукурузой). Этот вид, в отличие от ранее известной многолетней теосинте — Euchlaena (или Zea) perennis — с $2n = 40$, подобно культивируемой кукурузе, имеет диплоидное число хромосом — $2n = 20$. Таким образом, эта находка открывает возможности успешного скрещивания кукурузы с ее многолетним родичем с целью создания многолетней культивируемой кукурузы, а также для придания кукурузе других полезных свойств, в частности большей холодоустойчивости, так как диплоидная многолетняя кукуруза может расти на высотах до 3000 м.

Хозяйственное использование кукурузы очень разнообразно. Из ее зерновок получают муку и крупу, а не вполне зрелые зерновки и целые початки идут в пищу и непосредственно, и в отваренном виде или в виде консервов. Кроме того, из зерновок получают кукурузный крахмал — ценное сырье для производства спирта, глюкозы и других продуктов, а также кукурузное масло. Початки и зеленая масса кукурузы как в свежем, так и в засилосованном виде являются лучшим кормом для домашних животных. По строению и консистенции зерновок многочисленные сорта и разновидности кукурузы делятся на ряд групп, имеющих различное применение: кремнистая, зубовидная, крахмалистая, сахарная, восковидная и др. Мелкоплодная группа сортов, так называемая «лопающаяся» кукуруза, используется для получения особого лакомства, называемого «снежными хлопьями». Особенно высокие урожаи кукурузы получают при посевах семенами межсортовых и межлинейных гибридов.

К злакам принадлежит еще целый ряд культур, имеющих большое пищевое и кормовое значение. В СССР из них наиболее известно *просо посевное* (Panicum miliaceum), по-видимому происходящее из внутриконтинентальных районов Азии, где преимущественно распространен и сорный подвид этого вида с опадающими при плодах по сочленению колосками — вероятно, непосредственный предок культивируемого проса. В пищу просо используется главным образом в виде крупы (пшена), которая является также отличным концентрированным кормом. В Южной Азии для тех же целей используется еще один вид — *просо суматринское* (P. sumatrense). Пригодную для питания человека крупу и ценный концентрированный корм дают также многие виды *сорго* (Sorghum), культура которых особенно распространена в Африке, Южной и Восточной Азии, *могар*, или *чумиза* (Setaria italica), *африканское просо* (Pennisetum americanum), *каракан*, или *дагусса* (Eleusine caracana), *теф* (Eragrostis tef), некоторые виды *ежовника* (Echinochloa), *росички* (Digitaria) и *гречки* (Paspalum), уже упоминавшиеся выше при кратком обзоре триб. По-видимому, в пищу пригодны и зерновки многих других злаков, из которых путем селекции можно получить новые ценные в хозяйственном отношении культуры.

Из злаков, у которых в пищу употребляются не зерновки, а другие части растения, первое место, несомненно, занимает *сахарный тростник* (Saccharum officinarum, рис. 210, *1*, *2*, табл. 45,*1*), дающий более половины мирового производства сахара. Родина культивируемого сахарного тростника точно не установлена, но наиболее вероятно, что он был впервые введен

в культуру в Индии. В Европе узнали о сахарном тростнике только после похода Александра Македонского в Индию. В Азии (в том числе и в Средней Азии) наиболее распространен и дикорастущий родственник сахарного тростника — *сахарный тростник дикий*, или *калам* (S. spontaneum), вероятно являющийся его предком. В Восточной, Юго-Восточной и Южной Азии существенное пищевое значение имеют молодые побеги многих видов бамбуков. Так, одна из факторий на острове Тайвань ежедневно получает около 150 т побегов. В качестве овоща используются также молодые побеги зизании, тростника и некоторых других злаков.

На втором месте по значению можно поставить использование злаков в качестве кормовых растений для домашних животных. Уже отмечалось, что отличный концентрированный корм и зеленую массу высокого качества дают многие пищевые злаки, особенно кукуруза, овес и ячмень. Кроме того, злаки являются основными компонентами естественных сенокосов и пастбищ, особенно лугов и степей различных типов. Лучшие по своим кормовым качествам дикорастущие виды не только введены в культуру, но и представлены целым рядом сортов-культиваров. Особенно широко культивируются тимофеевка луговая, ежа сборная, овсяницы луговая и тростниковая, кострец безостый, плевелы многолетний и многоцветковый, лисохвост луговой, полевица гигантская, мятлик луговой, райграс высокий, а в лесостепных и степных районах — житняки гребенчатый, пустынный и ломкий. Среди кормовых злаков, введенных в культуру в тропических и субтропических странах, естественно, преобладают виды из триб просовых, сорговых и свинороевых.

Многие из перечисленных выше кормовых злаков используются и в декоративном садоводстве в качестве газонных растений. В СССР особенно распространены газоны из видов плевела, овсяницы, полевицы, житняка, райграса, мятлика. В парках субтропиков очень хороши для устройства газонов такие образующие густые коврики виды, как *узкобороздник однобокий* (Stenotaphrum secundatum) с тупыми или даже выемчатыми на верхушке листьями и *зойсия тонколистная* (Zoysia tenuifolia) с очень узкими щетиновидными листьями. Крупные густодерновинные виды — пампасская трава, мискантус китайский, чий блестящий, перистоостые ковыли и др.— высаживают в одиночных посадках в парках, скверах, садах, у дорог. Крупные влаголюбивые злаки — тростник, манники, зизании и др.— пригодны для посадки по берегам водоемов. Многие из декоративных злаков имеют пестролистные разновидности (обычно листья с белыми продольными полосками), из которых в СССР особенно часто культивируется разновидность лугового злака *двукисточника тростникового* (Phalaroides arundinacea), побеги которого добавляют в букеты. Специально для составления сухих букетов культивируют *ячмень гривастый* (Hordeum jubatum) с поникающими длинноостистыми колосьями, *зайцехвостник яйцевидный* (Lagurus ovatus) с мохнатоволосистыми эллипсоидальными или яйцевидными колосовидными метелками, *ламаркию золотистую* (Lamarckia aurea) с односторонними золотистыми метелками, *трясунку большую* (Briza maxima) с крупными, немного вздутыми колосками в метелке и некоторые другие виды. Пригодны для букетов и некоторые дикорастущие злаки с красивыми метелками, например виды трясунки и зубровки, *лерхенфельдия извилистая* (Lerchenfeldia flexuosa) и др. Для изготовления бус и других украшений в Южной и Юго-Восточной Азии широко культивируется *бусенник обыкновенный* (Coix lacryma-jobi, рис. 210, *7—9*). Сделанные из его ложных плодов бусины встречаются при раскопках в Средней Азии.

В садах и парках тропических и субтропических областей, а также в оранжереях очень распространена культура бамбуков. В СССР на Черноморском побережье Кавказа и Крыма особенно часто культивируются виды филлостахиса, псевдосаза японская, бамбук сизоватый, виды многоветочника.

Злаки используют также для закрепления подвижных песков, различного рода насыпей, отвалов шахт. На приморских дюнах Северной Европы для этих целей обычно сажают длиннокорневищные виды — *песколюбку песчаную* (Ammophila arenaria) и *колосняк песчаный* (Leymus arenarius), а в песчаных пустынях Средней Азии — *колосняк кистистый* (L. racemosus) и виды селина. Для закрепления насыпей и отвалов шахт пригодны наиболее «активные» и неприхотливые злаки с длинными корневищами, особенно пырей ползучий, кострец безостый, вейник наземный, а в субтропических областях — свинорой пальчатый.

Лишь немногие виды злаков содержат ароматические вещества, используемые в парфюмерии, пищевой промышленности и медицине. В СССР наиболее известны содержащие кумарин виды *зубровки* (Hierochloë) и *душистого колоска* (Anthoxanthum), используемые для придания аромата различным напиткам. Употребляющиеся в парфюмерии и медицине (как антисептическое средство) эфирные масла получают из широко культивируемых в тропиках видов *ветиверии зизаниевидной* (Vetiveria zizanioides), *челнобородника лимонного* (Cymbopogon citratus) и *челнобородника белоусового*

(C. nardus). Если у ветиверии эфирное масло — ветивероль — содержится главным образом в корнях, то у видов челнобородника эфирное масло с сильным запахом цитрусовых содержится главным образом в листьях и чешуях колосков. Все 3 вида первоначально введены в культуру в Южной и Юго-Восточной Азии (Индия, Бирма, Шри-Ланка, Малайзия), причем челнобородник лимонный в диком состоянии не известен. В качестве лекарственных средств применяются также рыльцевые ветви кукурузы, корневища пырея ползучего и некоторых других злаков.

Техническое применение злаков очень разнообразно. В качестве строительного материала и для различных поделок в тропических и субтропических странах широко используют прочные и легкие стебли бамбуковых. Нередко их используют даже в качестве водопроводных и других труб. В СССР в Западном Закавказье также имеются небольшие плантации листоколосника, стебли которого идут главным образом на изготовление лыжных палок и удилищ. Во внетропических странах в качестве строительного материала для небольших построек используют стебли тростников как непосредственно, так и в виде спрессованной массы, называемой «камышитом». Стебли тростника пригодны также для различных поделок, в частности как материал для плетения. Кроме того, быстро растущие стебли бамбуковых, тростников и некоторых других крупных злаков, растущих большими зарослями, являются отличным сырьем для производства бумаги, заменяющим более ценную древесину медленно растущих деревьев. Бумага особенно высокого качества производится из стеблей западносредиземноморского *ковыля эспарто* (Stipa tenacissima), волокна которых используют также для изготовления канатов, веревок и грубых тканей, а в последнее время также искусственного шелка. Подобное же применение могут найти другие крупные злаки с очень жесткими стеблями и листьями, например чий блестящий, *шерстоцвет Равенны* (Erianthus ravennae), императа цилиндрическая и др. Некоторые разновидности *сахарного сорго* (Sorghum saccharatum) с веерообразными метелками, иногда выделяемые в особый вид *техническое сорго* (S. technicum), широко культивируются во многих странах, в том числе и в СССР для производства веников. Очень прочные корни некоторых злаков, особенно центральноамериканского *эпикампеса длиннохвостого* (Epicampes macroura) и средиземноморского *золотобородника цикадового* (Chrysopogon gryllus), идут на изготовление щеток.

Злаки имеют и некоторое отрицательное значение в жизни человека, хотя, конечно, оно совершенно несоизмеримо с приносимой ими пользой. Среди злаков имеется много сорняков посевов и плантаций различных культур, наносящих им существенный ущерб. Во внетропических странах к наиболее распространенным сорнякам полей принадлежат пырей ползучий, костер ржаной, овес овсюг, *метлица полевая* (Apera spica-venti), виды щетинника, *ежовник «куриное просо»* (Echinochloa crus-galli), мятлик однолетний. Посевам риса нередко очень вредят такие специализированные сорняки, как *ежовник рисовидный* (Echinochloa oryzoides) и *шерстняк мохнатый* (Eriochloa villosa). На полях и плантациях тропических и субтропических областей число злаков-сорняков значительно возрастает. К наиболее известным из них принадлежат сорго алеппское, или гумай, императа аланг-аланг, свинорой пальчатый, гречка двуколосая, *элевсина индийская* (Eleusine indica), многие виды щетинника, ежовника и проса. Некоторый вред лесному хозяйству причиняют разрастающиеся на лесных порубках вейник наземный и вейник тростниковый. «Сорняками» наших северных лугов считаются малоценные в кормовом отношении виды *щучка дернистая* (Deschampsia caespitosa) и белоус торчащий.

ПОРЯДОК ИМБИРНЫЕ (ZINGIBERALES)

СЕМЕЙСТВО СТРЕЛИТЦИЕВЫЕ (STRELITZIACEAE)

Стрелитциевые объединяют всего 3 рода и 7 видов и имеют удивительным образом разорванный ареал. Знаменитое «дерево путешественников» — *равенала мадагаскарская* (Ravenala madagascariensis, рис. 217, *1—4*) представляет монотипный род, эндемичный для Мадагаскара. Один вид рода *фенакоспермум* (Phenakospermum, рис. 217, *5—7*) произрастает в тропических дождевых лесах Южной Америки. В восточной части Южной Африки распространено 5 видов *стрелитции* (Strelitzia, рис. 218, табл. 46, *1*, *2*). В семействе преобладают древовидные растения с высоким древеснеющим стволом (но без вторичного роста) и двурядно расположенными листьями. До высоты 15 м поднимаются мощные стволы равеналы, увенчанные гигантским веером из 20—30 листьев. Фенакоспермум, по облику похожий на равеналу, имеет не столь высокий ствол, лишь до 9 м. *Стрелитция Николая* (S. nicolai, табл. 46, *1*)

вырастает до 5 м, у других видов стволы намного меньше, а у *стрелитции королевской* (S. reginae, рис. 218, табл. 46, *2*) стебель совсем укорочен и только листья поднимаются над поверхностью земли.

У самого основания стволов стрелитциевые образуют отпрыски, лишь у фенакоспермума горизонтальные симподиальные корневища, покрытые чешуевидными листьями, растут под землей и уже на некотором расстоянии от материнского ствола развивают новые стебли. Листья стрелитциевых с длинными черешками, имеющими влагалища, и овальными или удлиненными пластинками. По сторонам от крупной главной жилки — многочисленные, слегка изогнутые, почти параллельные боковые жилки, по которым крупные листья разрываются от ветра; целыми их можно увидеть лишь у экземпляров, выращенных в оранжереях. У равеналы длинные влагалища с сомкнутыми краями наполнены выделенной тканями жидкостью, значение которой в жизни растения пока неясно. В этой жидкости кишат микроорганизмы, личинки насекомых и даже мелкие земноводные, что делает эту воду абсолютно непригодной в качестве питья для усталых путешественников вопреки распространенной версии, породившей бытующее название растения.

Каждый новый лист у стрелитциевых развивается под защитой влагалища предыдущего листа, он трубчато свернут, и наружная его половина, стесненная влагалищем, остается уже внутренней, так что весь лист несколько асимметричен. В клетках листьев многочисленные включения кремнезема и кристаллы оксалата кальция. Проводящая система стволов равеналы лишена сосудов, они имеются лишь в ее корнях, а у фенакоспермума и стрелитции и в корнях, и в стеблях есть сосуды с лестничной перфорацией.

Соцветия образуются обычно в пазухах листьев, только фенакоспермум имеет верхушечное соцветие. На главной оси соцветия двурядно расположены крупные кожистые кроющие листья. Они продольно сложены, словно ножны, и заключают в себе парциальные соцветия — завитки, в которых цветки обращены лишь к верхней стороне. Цветение начинается с нижних завитков и в каждом из них также от основания парциального соцветия. Соцветия равеналы длиной более 1,5 м несут по 10—12 парциальных соцветий; ее огромные, длиной около 50 см, кроющие листья по форме напоминают ладью и содержат 10—15 последовательно открывающихся цветков.

Цветки стрелитциевых снабжены прицветничком, обоеполые, у равеналы и фенакоспермума со слабо выраженной зигоморфией, а у стрелитции — зигоморфные. Сегменты около-

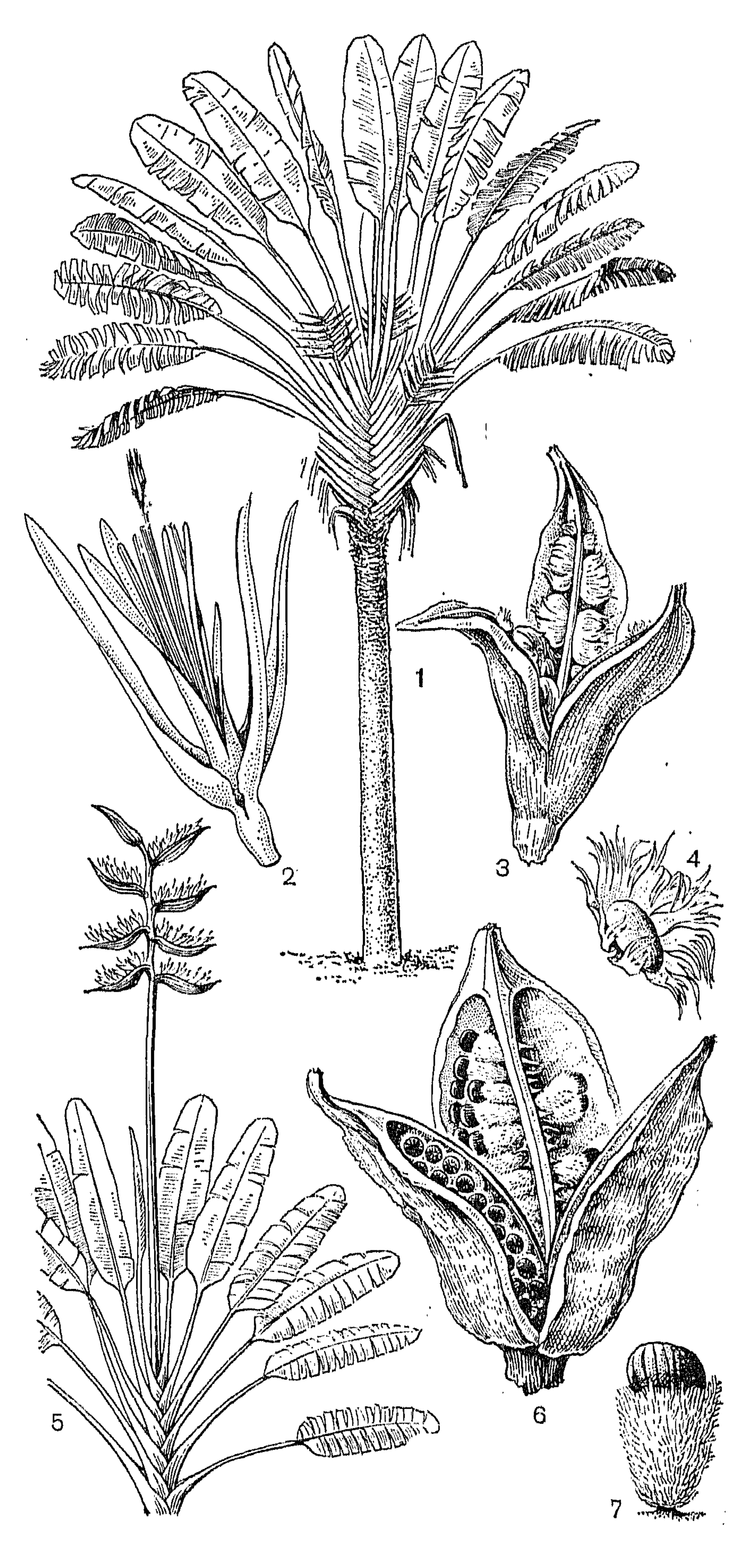


Рис. 217. Стрелитциевые.

Равенала мадагаскарская (Ravenala madagascariensis): *1* — цветущее растение; *2* — цветок; *3* — открывшийся плод; *4* — семя с ариллусом. Фенакоспермум гвианский (Phenakospermum guianense): *5* — цветущее растение; *6* — открывшийся плод; *7* — семя с ариллусом.

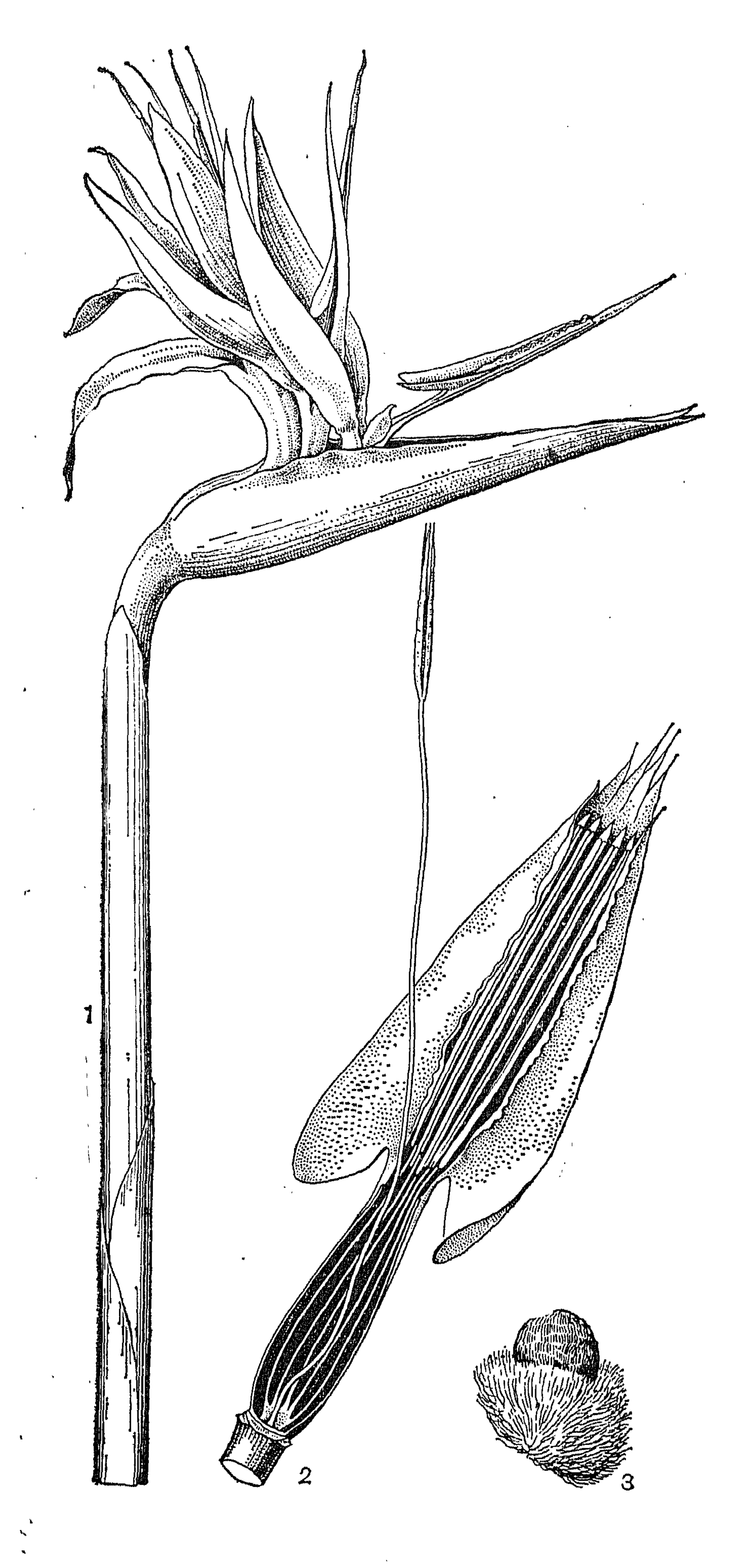


Рис. 218. Стрелитция королевская (Strelitzia reginae):
1 — соцветие; 2 — стреловидный орган из лепестков раскрыт, столбик поднят, видны 5 тычинок; 3 — семя с ариллусом.

цветника располагаются по 3 в 2 круга. У равеналы и фенакоспермума все они лепестковидные, белые, почти одинакового размера; лишь один сегмент внутреннего круга, обращенный к главной оси соцветия, несколько у́же и короче остальных. В цветках стрелитции форма, окраска и функции сегментов наружного и внутреннего кругов значительно дифференцированы. Тычинки с 2-гнездными линейными пыльниками имеют упругие и прочные нити. Цветки равеналы содержат 6 тычинок, а у представителей других родов их только 5, не развитой остается тычинка у медианного лепестка, обращенного к главной оси соцветия. Цветки стрелитциевых протандричны. Для них характерен так называемый «механизм взрыва», когда зажатые лепестками тычинки мгновенно освобождаются опылителем и выбрасывают пыльцу. Пыльцевые зерна стрелитциевых крупные, с безапертурной оболочкой, слипаются хлопьями благодаря нитевидным образованиям, окружающим их в пыльнике. Гинецей стрелитциевых синкарпный, из трех плодолистиков, завязь 3-гнездная, нижняя, с многочисленными анатропными семязачатками; столбик обычно с 3-лопастным рыльцем. В цветках равеналы лопасти рыльца короткие, а у стрелитции — длинные, немного неравные, с волнистой воспринимающей поверхностью, обращенной кверху. В тканях верхней части завязи расположены септальные желёзки, открывающиеся у основания столбика. Нектар наполняет всю ладью кроющего листа и вытекает за его края. Цветки стрелитциевых не имеют заметного запаха, но яркой окраской и обилием нектара привлекают птиц.

Английский ботаник Дж. Ф. С. Эллиот (1890) наблюдал в Форт-Дофине на цветках равеналы мадагаскарской нектарниц (Nectarinia souimanga). Особенно специализированы к птицеопылению цветки стрелитции. У открывающегося цветка два ланцетных чашелистика, обращенных к главной оси соцветия, стоят почти вертикально над горизонтально расположенным кроющим листом. Под чашелистиком тоже почти вертикально поднят небольшой лепесток. Два других, значительно более крупных, остаются вместе с третьим чашелистиком зажатыми кроющим листом. Эти парные лепестки срастаются в единый стреловидный заостренный орган с продольным килем. Сложенные края этого органа держат «в плену» упругий столбик и 5 длинных тычинок. У стрелитции королевской ярко-синий или фиолетовый цвет лепестков контрастирует с оранжевым цветом чашелистиков, что, несомненно, играет роль в привлечении птиц. Птица, садясь на края стреловидного органа, отгибает их и тем самым освобождает упругие тычинки,

которые, выгибаясь, растрескиваются и выбрасывают пыльцу, обдавая ею грудку птицы. Благодаря такому триггерному механизму стреловидный орган словно катапультирует пыльники, но продолжает еще удерживать столбик и длинные лопасти рыльца, которые освобождаются лишь при повторных посещениях цветка нектарницами и опыляются принесенной ими пыльцой других цветков.

Плоды стрелитциевых — локулицидные коробочки с жесткими деревянистыми стенками, семена с ярким ариллусом. У равеналы коробочки длиной 7—10 см содержат уплощенные, овальные, почти черные семена с пленчатым ариллусом чистого голубого цвета. Черные, яйцевидные, немного уплощенные семена фенакоспермума несут крупный красновато-оранжевый пушистый ариллус из многочисленных гигроскопичных волосков. Похожий ворсистый ариллус и у округлых семян стрелитции. Ариллус, по-видимому, играет роль при раскрывании плодов и, несомненно, привлекает внимание птиц, однако о распространении семян стрелитциевых известно, к сожалению, очень мало, для этого нужны тщательные наблюдения в природе.

Зародыш стрелитциевых большей частью прямой (у равеналы — изогнутый), лежит в перисперме и окружен остатками эндосперма. Семена равеналы, высыхая, быстро теряют жизнеспособность, но во влажной почве могут долго сохраняться и прорастать при осветлении леса после вырубки. Поэтому равенала быстро заселяет просеки, заброшенные плантации, обочины дорог. Это светолюбивое растение распространено преимущественно на востоке Мадагаскара на опушках и полянах влажных тропических лесов, на болотистых прибрежных равнинах, но может удерживаться и в саванне, теряя часть листьев в засушливый сезон. Фенакоспермум — обитатель влажных тропических лесов по низким болотистым берегам Амазонки и ее притоков. Стрелитции, в отличие от первых двух родов,— растения субтропических лесов Южной Африки, но тоже предпочитают влажные и открытые местообитания, поляны, берега рек.

Стрелитции с их необычными соцветиями, напоминающими голову фантастической птицы, издавна заняли место среди растений оранжерейных коллекций. Стрелитция Николая была описана Э. А. Регелем по экземпляру, зацветшему впервые в 1853 г. в Санкт-Петербургском ботаническом саду. Стрелитцию королевскую выращивают в промышленных хозяйствах Европы для букетов. Равенала часто украшает сады во всех тропических странах. На Мадагаскаре ее стволы используют для построек и на топливо. Семена равеналы съедобны.

СЕМЕЙСТВО БАНАНОВЫЕ (MUSACEAE)

Это небольшое палеотропическое семейство состоит из 2 родов и примерно 50 видов.

Род *банан* (Musa, рис. 219; табл. 46, *1*, *2*) объединяет свыше 40 видов, распространенных в тропической Южной Азии, на островах Малайского архипелага, Новой Гвинее, в Северо-Восточной Австралии и на островах Тихого океана. Далее всего к западу распространен *банан Маклая* (M. maclayi, рис. 219, *7*), растущий на Новой Гвинее, Таити, Новой Каледонии и Фиджи, откуда он, видимо, занесен на Гавайские острова. Южная граница банана проходит в Квинсленде у 16° ю. ш. Центр сосредоточения наибольшего числа видов банана и происхождения его культурных форм находится в Индии, на полуострове Индокитай, где произрастает около 20 видов банана, и на островах Малайского архипелага, несколько уступающих по числу его видов. Некоторые виды банана выходят за пределы тропиков в теплые субтропические районы. В Индии, в Ассаме и в Юго-Западном Китае бананы встречаются до 27° с. ш. Такой же широты достигает *банан японский* (M. basjoo, табл. 46, *3*) на островах Рюкю.

Род *энсета* (Ensela) состоит из 7 видов, произрастающих в тропической Африке и Азии. От Камеруна до Эфиопии и к югу до Трансвааля распространена *энсета вздутая*, или *«абиссинский банан»* (E. ventricosum, рис. 219, *8—10*). На Мадагаскаре встречается только 1 вид — *энсета Перрье* (E. perrieri). В Азии ареал энсеты простирается от Северо-Восточной Индии, Бирмы и Таиланда до Южного Китая, Филиппин, Новой Гвинеи и Явы. Здесь наиболее распространенным видом является *энсета сизая* (E. glaucum).

Банановые — гигантские многолетние травы с мощными подземными корневищами и укороченными клубневидными стеблями, которые почти не выступают над землей и несут спирально расположенные огромные листья с необычайно длинными влагалищами. Влагалища охватывают друг друга и образуют плотную многослойную трубку ложного стебля. Ложные стебли нередко достигают в высоту 5—6 м. Растения энсеты вздутой возвышаются до 13 м, а *банан огромный* (M. ingens), растущий на Новой Гвинее, бывает высотой до 15 м и имеет листья длиной 5—6 м, шириной 0,6—1 м. Наряду с такими гигантами существует *банан шершавоплодный* (Musa lasiocarpa), растущий в горах провинции Юньнань в Китае, который представляет собой растение не выше 60 см с листьями длиной до 30 см.

Так же как у стрелитциевых и других представителей порядка имбирных, листья банано-

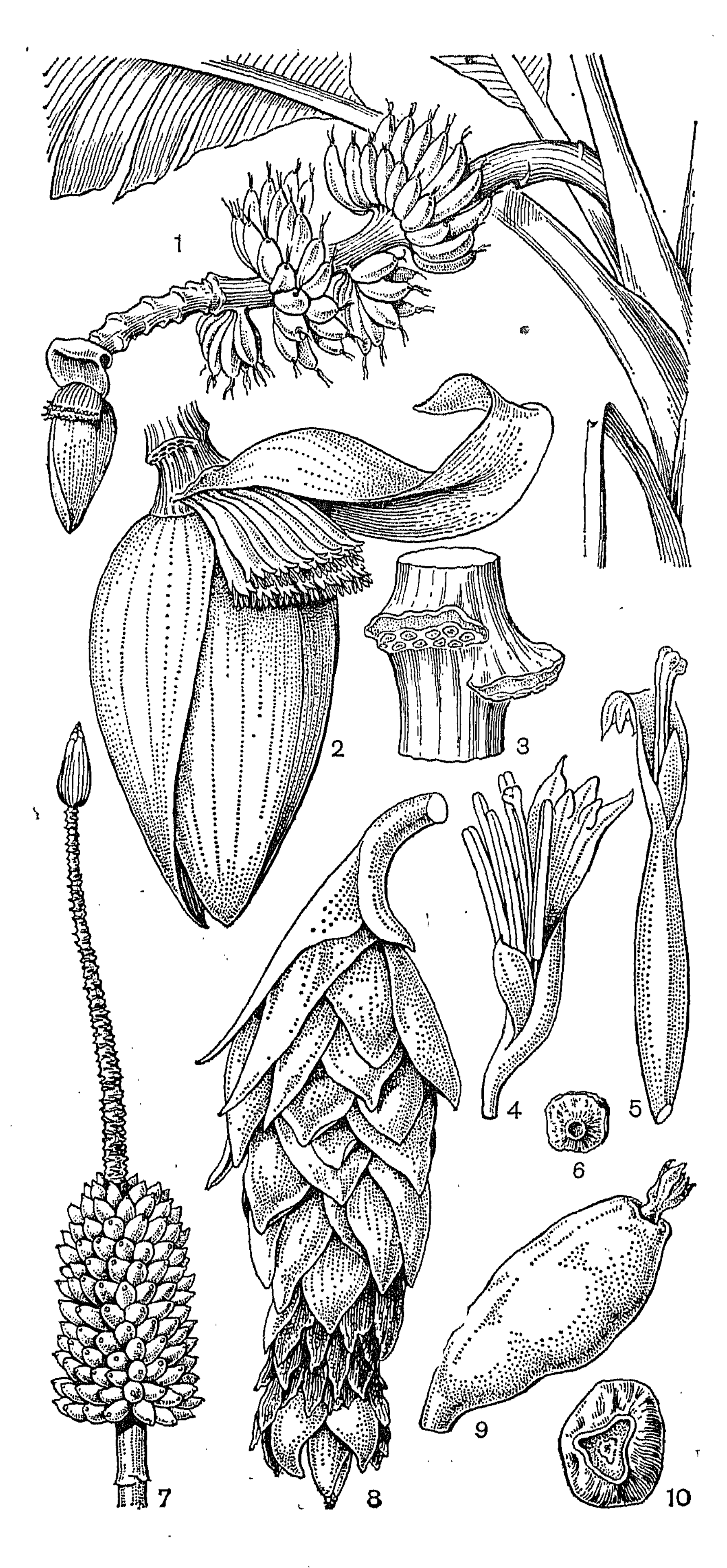


Рис. 219. Банановые.

Банан заостренный (Musa acuminata): *1* — соцветие, у основания завязавшиеся плоды; *2* — верхушка соцветия с мужскими цветками; *3* — часть оси соцветия со следами от опавших цветков; *4* — цветок с недоразвитым гинецеем, функционально мужской; *5* — женский цветок; *6* — семя. Банан Маклая (M. maclayi): *7* — соплодие. Энсета вздутая (Ensete ventricosum): *8* — соплодие; *9* — плод; *10* — семя.

вых развиваются внутри влагалища предыдущего листа, трубчато свернуты и потому несимметричны. У банана правая, наружная половинка листа, стесненная трубкой ложного стебля, всегда у́же внутренней, левой. С увеличением числа листьев диаметр полости ложного стебля сокращается и асимметрия развивающихся листьев увеличивается. От мощной главной жилки листа почти под прямым углом с равными интервалами отходят боковые жилки, по которым лист легко разрывается от ветра и дождей. Подобно равенале, бананы в природе почти всегда имеют разорванные листья.

Листья банановых нередко покрыты восковым налетом. Устьица окружены несколькими побочными клетками, мало отличающимися от остальных эпидермальных клеток. Сосуды проводящей системы имеют поперечные стенки с простой перфорацией или заканчиваются косой стенкой с лестничной перфорацией. Вдоль проводящих пучков располагаются ряды клеток с утолщенными стенками и включениями кремнезема. Кристаллы кремнезема и оксалата кальция очень часто встречаются и в обычных паренхимных тонкостенных клетках вегетативных органов. Клеточный сок, вытекающий при порезах ложного стебля, окисляясь на воздухе, становится буровато-оранжевым, а у некоторых видов, например у банана Маклая, он постоянно окрашен в розоватый или фиолетовый цвет благодаря содержанию антоциана.

Растут бананы поразительно быстро. Огромные, 7—8-метровые ложные стебли вырастают всего за 8—10 месяцев, и в этом возрасте растения обычно переходят в репродуктивную фазу. Листья перестают образовываться. Точка роста, заключенная в трубке листовых влагалищ, развивает цветоносный стебель, который быстро растет внутри ложного стебля, и через несколько недель наверху между листьями появляется крупное верхушечное соцветие. После цветения и плодоношения вся надземная часть отмирает. У основания ложного стебля бананы образуют боковые подземные побеги. Они растут некоторое время горизонтально, затем поворачивают к поверхности почвы и дают начало новым ложным стеблям с листьями. Виды энсеты являются монокарпическими растениями. Они обычно отмирают, не образуя отпрысков. Известны лишь отдельные случаи образования вегетативного потомства у старых, отмирающих клубневидных стеблей энсеты.

Соцветие банановых несет на мощной оси крупные плотные кроющие листья, которые, в отличие от стрелитциевых, расположены не двурядно, а по спирали, против часовой стрелки. В пазухах кроющих листьев боковые

ветви соцветия имеют такую укороченную и приросшую ось, что выглядят просто поперечными выступами главной оси, несущими два ряда цветков. Развитие цветков происходит закономерно, начиная справа, поочередно во внутреннем и наружном ряду. Очевидно, как и у стрелитциевых, это тоже завиток, но претерпевший сильный метаморфоз. У некоторых видов развивается лишь один ряд цветков. Молодое соцветие банановых выглядит как огромная почка, где кроющие листья сближены, сложены черепитчато, как у видов энсеты или у *банана текстильного* (M. textilis, табл. 46, *4*). У культурных бананов они полностью окутывают почку. Эти листья могут быть зелеными, но чаще розовые или ярко-красные, пурпурные либо с фиолетовым оттенком. Раскрываются они поочередно, обнажая цветки, число которых в двурядных парциальных соцветиях может достигать 40. В солнечную жаркую погоду могут раскрываться по 2—3 боковых соцветия, в дождливую они раскрываются вяло, по одному, с большими интервалами. У бананов кроющие листья опадают на вторые сутки, а у энсеты сохраняются и в соплодии. Ось соцветия непрерывно растет, междоузлия его вытягиваются, и на конце все время остается почка, размеры которой по мере цветения уменьшаются.

Цветки банановых зигоморфные, обычно однополые. В первых, нижних парциальных соцветиях развиваются женские цветки, дающие плоды; в последующих иногда обоеполые, но не завязывающие плодов; затем, до самого верха, образуются мужские цветки, которые после цветения опадают. Сегменты околоцветника у банановых лепестковидные, беловатые или желтые, пять из них срастаются вместе, одевая цветок снаружи (рис. 219, *4*, *5*). Свободным остается один сегмент внутреннего круга, обращенный к оси соцветия. В цветках банановых обычно 5 тычинок, шестая (у основания свободного лепестка) превращена в стаминодий. В цветках энсеты вздутой развиты все 6 тычинок. Тычинки имеют 2 линейных пыльника, растрескивающихся продольно. Пыльцевые зерна крупные, тяжелые, с безапертурной оболочкой. Гинецей синкарпный, из трех плодолистиков; завязь нижняя, 3-гнездная, с многочисленными анатропными семязачатками, расположенными двумя рядами в центральном углу гнезда. Столбик несет 3- или 6-лопастное головчатое рыльце. В верхней части завязи в ткани погружены септальные нектарные железки, открывающиеся у основания столбика. Особенно сильно они развиты в мужских цветках, где выделение нектара — единственная функция редуцированной завязи. У культурных бананов один женский цветок дает в сутки 0,10—0,27 г нектара, а мужской — 0,42—0,59 г.

Бананы с повисающими соцветиями расцветают вечером, а энсета — в полночь. Цветки издают специфический запах, привлекающий летучих мышей. Ван дер Пэйл (1936) наблюдал на бананах летучих мышей из подсемейства длинноязычковых (Macroglossinae). Подробные наблюдения за опылением бананов провел на Яве и Суматре индонезийский ботаник Назар Нур (1976). Ночью бананы посещают летучие мыши. Желудки их полны нектара, головы покрыты пыльцой, а на соцветиях остаются следы их когтей. Наутро цветки посещают птицы и многочисленные насекомые. Бананы с прямостоячими соцветиями зацветают утром и опыляются главным образом яркими птицами-нектарницами (Nectarinia calcostetha) и мелкими млекопитающими — тупайями. Тупайи, подобно белкам, живут на деревьях и питаются в основном плодами, часто лакомятся нектаром и могут служить переносчиками пыльцы. Интересно, что бананы с вертикально стоящими соцветиями, цветущие днем, имеют цветки, лишенные запаха и выделяющие более жидкий нектар. Н. Нур наблюдал среди опылителей банана также бабочек, пчел, ос и муравьев.

Многие виды банана, например *банан бархатистый* (M. velutina) и *банан кроваво-красный* (M. sanguinea) из Ассама, обладают способностью завязывать плоды и семена и при самоопылении. Это свойство присуще главным образом видам, обитающим на границе ареала, и помогает им выжить в крайних условиях. В большинстве случаев при отсутствии естественных опылителей бананы не плодоносят или иногда образуют бессемянные партенокарпические плоды.

Если цветущие бананы активно посещают животные, то после созревания плодов их буквально атакуют летучие мыши, многочисленные птицы, обезьяны и тупайи. В лесах Явы трудно найти неповрежденные животными зрелые плоды.

Плод банановых — ягода с кожистой оболочкой и сочной мякотью, в которую погружены многочисленные семена. У энсеты плоды довольно сухие, но не раскрывающиеся. Растрескиваются только зрелые плоды *банана схизокарпного* (M. schizocarpa), растущего на северо-восточном побережье Новой Гвинеи. Это редкое для банановых свойство отражено в его видовом эпитете, который буквально означает — «с растрескивающимся плодом». Иногда, правда, раскрываются также и плоды банана бархатистого.

Плоды бананов — удлиненные, цилиндрические, несколько граненые и серповидно изогнутые — знакомы всем. Кроме этой характерной формы, у некоторых видов встречаются

короткие овальные, почти круглые или, наоборот, тонкие длинные, роговидно заостренные плоды. При созревании плоды желтеют или краснеют. Соплодия банановых могут быть очень крупными. Так, например, мадагаскарская энсета Перрье дает соплодия массой 25—30 кг, содержащие до 200 плодов, а соплодие культурных сортов банана может состоять из 300 плодов общей массой 50—60 кг.

В плодах банановых 50—100, а иногда даже до 200 семян. Семена уплощенные, округлые или неправильной формы, с твердой темно-коричневой или черной оболочкой. В отличие от стрелитциевых, банановые не имеют ариллуса. На ранних стадиях развития на семяножках имеются нити, которые можно считать таким образованием, но в дальнейшем они дегенерируют. Наличие сочных душистых плодов обеспечивает зоохорное (с участием животных) распространение семян. У банана семя диаметром 3—11 мм, у энсеты семена крупнее, диаметром до 17 мм. Зародыш у банана прямой, а у энсеты — изогнутой Т-образной формы. Питательные вещества запасаются в мучнистом перисперме, эндосперм мало развит. Семена могут долго сохранять всхожесть в почве, покрытой растительным опадом, и прорастают при осветлении участка после вырубок или ветровала. Прорастание подземное, главный корень очень рано отмирает, уступая место многочисленным придаточным корням. Первый лист проростка — влагалищный, не имеет развитой пластинки.

Банановые — обитатели солнечных, открытых полян, лесных опушек, берегов рек. Они образуют заросли во вторичных формациях, на вырубках, заброшенных плантациях, по обочинам дорог. В глубине тенистых лесов они перестают плодоносить и постепенно гибнут. Исключение составляет *банан огромный* (M. ingens), растущий в густых нотофагусовых лесах в горах Новой Гвинеи. Его сеянцы хорошо развиваются и в густом подлеске. Иногда причиной гибели бананов является не наступление лесной растительности, а конкуренция со злаками, которой они не выдерживают. В сообществах со злаками лучше других уживается *банан Бальбиса* (M. balbisiana) и *энсета Омбле* (E. homblei), встречающаяся в светлых лесах и саваннах. Запас воды и питательных веществ в клубневидном стебле помогает видам энсеты переживать засушливый период, растения теряют листья и иногда выдерживают пожары, сохраняя точку роста, спрятанную в чехле ложного стебля. Довольно выносливы к засухе и виды банана, распространенные в муссонном климате Юго-Восточной Азии. Большинство бананов является обитателями влажного тропического климата и приурочено к небольшим высотам над уровнем моря. В то же время есть горные виды, которые плохо переносят постоянно влажный и жаркий климат. Банан Маклая, бессемянный на небольших высотах, образует семена в горах, на высоте 900—1100 м над уровнем моря. Банан огромный, поднимающийся в горах Новой Гвинеи до 2100 м, гибнет от грибковых заболеваний в посадках близ моря.

Банан — важнейшая культура тропического земледелия. Во многих развивающихся странах экспорт бананов составляет основу экономики. Мировое производство плодов составляет около 24 млн. т и главным образом сосредоточено в странах Латинской Америки. Почти четверть урожая приходится на Индию, Малайзию, Индонезию. Более миллиона тонн бананов выращивают в странах Африки. Создание выносливых сортов позволило продвинуть культуру бананов до 30° с. ш. и 31° ю. ш. в теплые субтропические районы, в Ливан, Испанию, Флориду. На Канарские острова бананы были завезены португальскими мореплавателями еще в 1482 г. Неудивительно, что род банан стал известен ботанике по культурному экземпляру, описанному Карлом Линнеем в 1753 г. в первом издании его знаменитого труда «Species Plantarum» и названному им *бананом райским* (Musa paradisiaca). Во втором издании своей работы (1763) Линней добавил *банан браминов*, или *банан мудрецов* (M. sapientum), тоже относившийся к культурным сортам. Под обоими названиями долгое время в научной литературе фигурировали культурные сорта различного происхождения. По современным представлениям, большинство культурных сортов является результатом длительного отбора мутационных форм *банана заостренного* (M. acuminata, рис. 219, *1—6*) и его скрещивания с *бананом Бальбиса* (M. balbisiana).

Банан заостренный — широко варьирующий вид, внутри которого выделяют 5 подвидов, легко скрещивающихся между собой. Вид распространен в Южной Индии, на полуострове Индокитай, полуострове Малакка, островах Малайского архипелага, на Новой Гвинее и в Северо-Восточной Австралии. В этом же географическом районе произрастает и банан Бальбиса, который продвигается несколько севернее в Индии до Ассама и в Южный Китай, но не растет в Австралии. Этот вид не обладает такой широкой изменчивостью. В тропической Азии известны естественные межвидовые гибриды этих видов. Оба они имеют гаплоидный набор из 11 хромосом. Культурные сорта большей частью являются триплоидами и вследствие этого не способны к половому размножению. Селекционерами принято условное обо-

значение набора хромосом банана заостренного латинской буквой *A*, а банана Бальбиса — латинской буквой *B*. Диплоидные сорта негибридного происхождения, созданные отбором форм банана заостренного, обозначаются шифром *AA*. Эти малоурожайные, неустойчивые к заболеваниям сорта имеют ограниченное распространение. Их оттеснили триплоидные сорта с генотипом *AAA*. К таким сортам относится известный высокорослый сорт «Гро Мишель» («Cros Michel»). Одно его соплодие может содержать 250 плодов, масса каждого из которых до 200 г. Другую триплоидную мутацию банана заостренного представляет собой популярный карликовый сорт «Дворф Кавендиш» («Dwarf Cavendish»). Он был распространен в культуре в Южном Китае и поэтому был известен как «*китайский банан*» (M. chinensis) или «*карликовый банан*» (M. nana), либо, наконец, как «банан Кавендиша» (M. cavendishii). Высота растений этого сорта около 1 м. Он быстро растет и плодоносит при выращивании в оранжереях ботанических садов. Описанный Линнеем банан райский представляет собой триплоидный гибридный сорт. Среди таких триплоидных гибридов с генотипом *AAB* известна большая группа сортов, так называемых плантенов, выращиваемых главным образом в Центральной Африке. Плантены — овощные сорта, плоды которых не используют сырыми. Их пекут в банановых листьях, варят, перерабатывают на муку.

В Индии и странах Юго-Восточной Азии распространены сорта с геномом *ABB*. Современная селекция направлена на создание устойчивых к грибковым заболеваниям урожайных сортов, получены тетраплоидные гибриды.

Плоды столовых сортов содержат около 75% воды, 22% сахаров, 1,3% белков и около 10 мг/% витаминов. Они представляют собой ценный диетический фрукт. Особая группа мучнистых сортов происходит от *банана Маклая*, или *океанийского* (M. maclayi, или M. fehi, рис. 219, *7*), распространенного на островах Океании и в Австралии. Это овощные сорта с оранжевыми плодами, мякоть которых желтого цвета, семена их тоже используются в пищу.

Важной технической культурой тропиков является *банан текстильный* (M. textilis, табл. 46, *4*), происходящий с Филиппинских островов, где его называют «абака». Прочное волокно из его расщепленных влагалищ известно как «манильская пенька». Оно устойчиво к гниению и является ценным сырьем для производства канатов и технических тканей. Подобное же применение находит *банан японский* (M. basjoo, табл. 46, *3*), из которого в Японии изготовляют различные плетеные изделия. Этот вид выдерживает кратковременные понижения температуры до —8° С, теряя листья и отрастая вновь от корневища, его успешно выращивают на Черноморском побережье Кавказа в качестве декоративного растения.

Энсета вздутая, или «*абиссинский банан*» (E. ventricosum, рис. 219, *8—10*), растет в тропической Африке во влажных речных долинах, на болотистых местах и лесных полянах, используется в пищу в качестве овощного растения. Молодые стебли и соцветия пекут, молодые плоды маринуют или едят свежими.

СЕМЕЙСТВО ГЕЛИКОНИЕВЫЕ (HELICONIACEAE)

Это тропическое семейство включает всего лишь один род *геликония* (Heliconia, рис. 220, табл. 47 и 48) со 150 видами, распространенными главным образом во влажных тропиках Центральной и Южной Америки. Лишь один вариабельный вид — *геликония индийская* (H. indica) произрастает в восточном полушарии на островах Океании.

Геликонии — крупные многолетние травянистые растения, по облику напоминающие бананы. Они имеют симподиально нарастающие корневища, укороченные надземные стебли с крупными листьями, влагалища которых образуют ложные стебли. Растения некоторых видов невысоки. Так, у *геликонии густоцветковой* (H. densiflora) высота ложного стебля всего 60 см. В то же время у многих видов они вырастают до 2—5 м, а у *геликонии Марии* (H. mariae) достигают 8—10 м. Листья геликоний внешне похожи на листья бананов. Они могут достигать у высокорослых видов в длину 3 м и в ширину 1 м. Так же как у бананов, они несколько асимметричны из-за развития в тесной полости ложного стебля и имеют такое же жилкование. Отличает геликонии от банановых двурядное расположение листьев. У некоторых видов, например у *геликонии жестковолосистой* (H. hirsuta), двурядность ложная, возникающая вторично при разрастании листовых влагалищ, которые в почке стебля закладываются по спирали. Переход от спирального расположения чешуевидных листьев на корневище и листовых зачатков в конусе нарастания надземного стебля к двурядному размещению листьев на взрослом растении можно проследить также у *геликонии попугайной* (H. psittacorum, рис. 220, *8*, табл. 47, *1*).

Пазушные почки у основания надземного стебля дают начало новым столонам корневища. У *геликонии повислой* (H. pendula), *геликонии низкой* (H. humilis) и других видов растущее корневище почти сразу загибается к поверхности почвы (рис. 220) и развивает надземный стебель в тесном соседстве с материнским, что

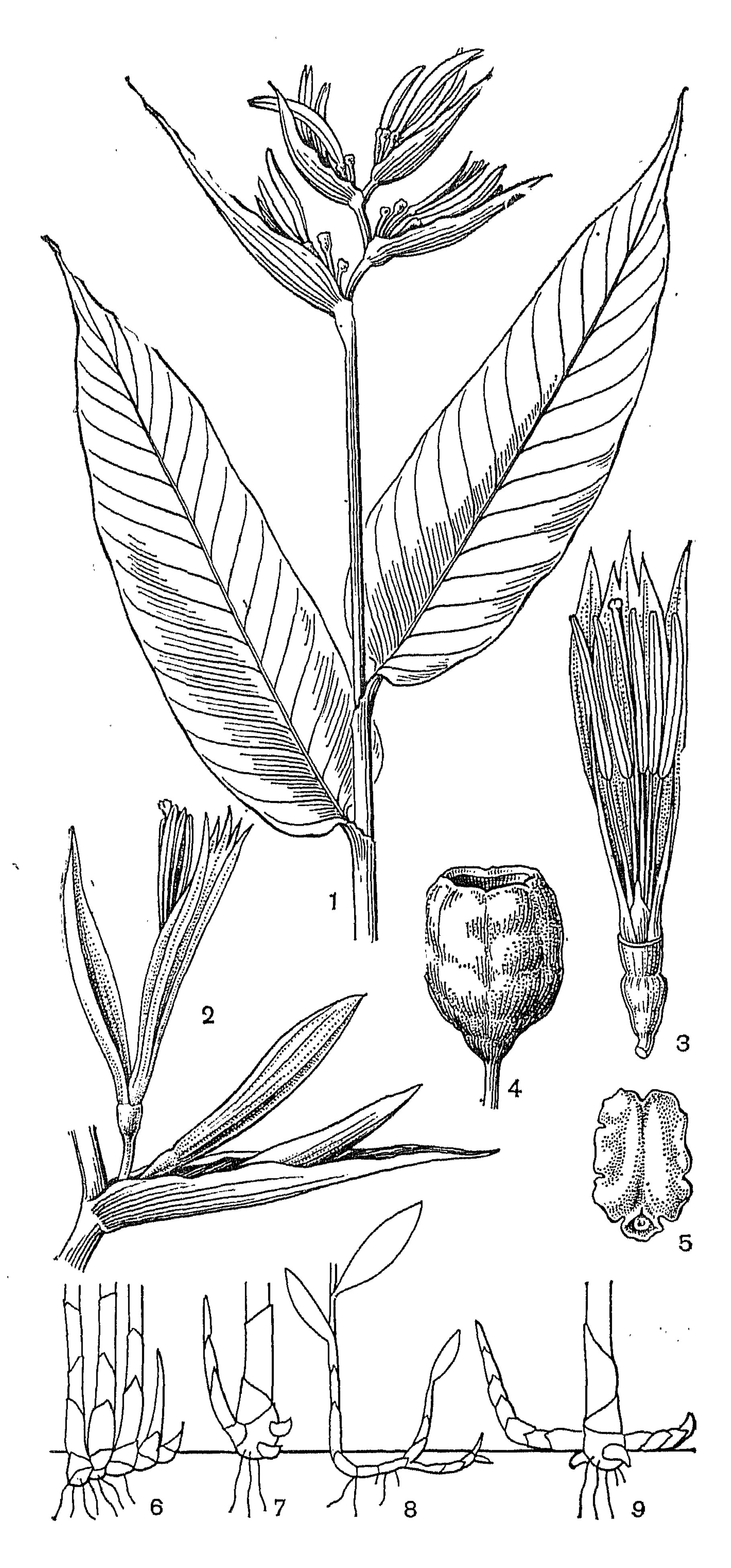


Рис. 220. Геликониевые.

Геликония канновидная (Heliconia cannoidea): *1* — цветущее растение; *2* — парциальное соцветие; *3* — цветок, свободный чашелистик удален, видны столбик, 5 тычинок, стаминодий; *4* — плод; *5* — семя. Схематический рисунок строения корневищ: *6* — геликонияростральная (H. rostrata); *7* — геликония Вагнера (H. wagneriana); *8* — геликония попугайная (H. psittacorum); *9* — геликония широкопокровная (H. latispatha).

приводит к образованию очень плотных куртин. У *геликонии ростральной* (H. rostrata, рис. 220, *6*) нарастание новых стеблей происходит лишь в одну сторону, линейно. У *геликонии Вагнера* (H. wagneriana, рис. 220, *7*, табл. 48, *2*) нет подземного корневища, она образует новые стебли из почек в нижней части стебля над поверхностью почвы. В то же время многие виды, например геликония попугайная, *геликония прямая* (H. stricta), имеют довольно длинные горизонтальные корневища, образующие новые стебли на некотором расстоянии друг от друга. Такие виды с более рыхлыми куртинами быстрее заселяют пространство. У *геликонии широкопокровной* (H. latispatha, рис. 220, *9*), растущей часто на горных склонах, корневище стелется по поверхности земли.

Геликонии растут быстро и зацветают обычно на второй год. Стебель, остававшийся укороченным в вегетативной фазе, при переходе к цветению быстро растет внутри ложного стебля, вынося наверх соцветие, которое у одних видов стоит вертикально, а у других принимает горизонтальное положение или повисает вниз. Ось соцветия несет двурядно расположенные боковые парциальные соцветия типа завитка, заключенные, как у стрелитциевых, в крупные ладьевидные заостренные на вершине кроющие листья. Они чаще всего необычайно яркой окраски — желтые, оранжевые, розовые, красные. Иногда у края их цвет переходит в другой, контрастный. Например, красные кроющие листья могут иметь зеленые или желтые края.

У низкорослых геликоний соцветие бывает обычно длиной около 10—30 см и несет всего 4—5 кроющих листьев, как у геликонии попугайной. Крупные геликонии нередко имеют соцветия длиной 1—1,5 м. Соцветие *геликонии короткопокровной* (H. curtispatha) содержит 25—40 кроющих листьев и достигает в длину 2,5 м, а у геликонии Марии в соцветии 40—70 ярко-розовых кроющих листьев. Парциальные соцветия геликоний могут состоять всего из двух цветков и иметь небольшие кроющие листья длиной 6—8 см. У геликонии Вагнера, геликонии широкопокровной и других видов в одном кроющем листе последовательно развивается до 20 цветков. Кроющие листья, содержащие такие многоцветковые завитки, имеют длину 20—25 см. Соцветие этих видов содержит в целом до 250 цветков, а у геликонии Марии число их достигает 900. Цветение такого соцветия длится более полугода. У большинства видов соцветие функционирует 3—4 месяца, цветение начинается с нижних парциальных соцветий, от их основания, продвигаясь к вершине кроющих листьев.

Цветки геликоний обоеполые, зигоморфные, у основания снабжены прицветничками. Сегменты околоцветника, расположенные по 3 в 2 круга, обычно лепестковидно окрашены, белые, желтые, оранжевые, розовые или красные. У геликонии попугайной оранжевые сегменты околоцветника имеют черное пятно в верхней части. Три сегмента внутреннего круга, т. е. лепестки, примерно на две трети своей длины срастаются в трехзубчатый орган, свернутый в трубку (рис. 220, *3*). Смыкающиеся его края находят друг на друга, но не срастаются. Снаружи к трубке прирастают два узких линейных чашелистика. Третий, довольно широкий чашелистик остается свободным и плотно примыкает к трубке, замыкая снаружи ее свернутые края. Внутри трубки 5 фертильных тычинок с линейными пыльниками, открывающимися продольной щелью. Шестая тычинка, расположенная у свободного чашелистика, стерильна и превращена в стаминодий, который, словно дополнительный клапан, создает герметичность трубки цветка.

Гинецей синкарпный, из трех плодолистиков, столбик нитевидный, с головчатым рыльцем, завязь нижняя, 3-гнездная. В каждом гнезде завязи, в основании, по 1 анатропному семязачатку. В ткань верхней части завязи погружены септальные нектарники, выделяющие нектар из 3 пор у основания столбика.

Цветки геликоний раскрываются рано утром и функционируют в течение одного дня. Они протандричны; пыльники вскрываются сразу, и пыльца, высыпаясь, попадает на рыльце, которое еще не начало функционировать. Пыльцевые зерна крупные. Они объединяются в хлопья благодаря игловидным кристаллам, образующимся в гнездах пыльников. После высыпания пыльцы столбик продолжает удлиняться. Бразильский систематик Умберто де Соуза Баррейрос (1974), изучающий геликонии, отмечает наличие у некоторых видов гетеростилии, которая помогает избежать самоопыления. Однако многие геликонии и при самоопылении способны образовывать полноценные семена.

Геликонии образуют обширные заросли в дождевых тропических лесах на опушках, открытых полянах, вырубках, по берегам рек и ручьев, а также по низким морским побережьям, у лагун. Лишь немногие виды могут выживать в глубине тенистых лесов.

Яркие, богатые нектаром соцветия геликоний не испытывают недостатка в опылителях. Их посещают черные пчелы из рода тригона (Trigona) и многочисленные птицы. Биологи, наблюдавшие в природе цветение геликоний, с восторгом описывают незабываемое красочное зрелище — яркие соцветия и порхающие около них пестрые тропические птицы. Возможно, птиц привлекает не только нектар, но и живущие в соцветиях насекомые и их личинки. Особенно богатая фауна в прямостоячих соцветиях геликоний, в кроющих листьях которых накапливается дождевая вода. В ней разлагаются опадающие околоцветники, поселяются простейшие, кишат личинки москитов. Р. П. Зайферт (1975) насчитал в соцветии геликонии Вагнера в Коста-Рике 25 видов насекомых, среди которых было особенно много личинок мух и жуков, питающихся растительными остатками.

Американский ботаник А. Ф. Скатч (1933) проследил развитие цветков геликонии Марии и *геликонии Бихаи* (H. bihai), протекающее под водой, постоянно стоящей в кроющих листьях. Он установил, что погруженные в воду бутоны так герметично закрыты, что вода не проникает в них. Ночью, накануне раскрытия цветка, цветоножка усиленно растет и поднимает трубку цветка на 2 см над водой. Свободный чашелистик отгибается, открывая доступ в трубку, полную нектара. Тот же чашелистик служит и посадочной площадкой для пчел, а колибри (Phoethornis longirostris), постоянно порхающие у геликоний, пьют нектар, вибрируя крыльями и повисая при этом в воздухе над цветками.

Подробно наблюдавший цветение геликоний в Коста-Рике Ф. Г. Стайлс (1975) установил специализированные связи видов геликонии с опылителями. Геликонии с короткой, длиной не более 33 мм, трубкой цветков (геликония Марии, геликония широкопокровная и геликония черепитчатая) опыляют преимущественно колибри с коротким прямым клювом. Цветки геликонии Вагнера с трубкой околоцветника длиной около 48 мм посещают колибри с длинным изогнутым клювом. Крупные колибри (Eutoxeres aquila) опыляют цветки только одного вида — *геликонии бородоцветковой* (H. pogonantha). Часто встречаются на соцветиях геликоний и яркие птички танагры из отряда воробьиных. Они пьют воду из соцветий, лакомятся насекомыми и питаются плодами геликонии, причем нередко уносят их, способствуя распространению семян.

Плод геликонии — коробочка с тремя округлыми гранями. Сначала он довольно сочный, но, созревая, делается кожистым, сухим и, наконец, вскрывается по створкам, септицидно, или распадается на три дробных односемянных части. Семена без ариллуса, уплощенные, овально-удлиненные, с волнисто выемчатыми краями, покрыты твердой оболочкой. Прямой зародыш, окруженный хорошо развитым эндоспермом, ориентирован продольно. Микропиле, хорошо заметное на семени, при-

крыто круглой крышечкой, которую корень зародыша выталкивает при прорастании.

У видов с прямостоячими соцветиями плоды созревают при полном погружении и, только созрев, поднимаются на растущей плодоножке над водой. У многих видов плоды становятся ярко-синими и особенно заметными в красных или желтых кроющих листьях соцветия.

Геликонии с их орнаментальными листьями и необычайно яркими соцветиями стали украшением садов в тропиках и оранжерейных коллекций Европы. Особенно часто в ботанических садах выращивают *геликонию металлическую* (H. metallica, табл. 48, *1*), геликонию Бихаи и *геликонию индийскую* (H. indica). К последнему виду преимущественно относятся пестролистные культурные садовые формы с белыми, желтоватыми или розовыми жилками, появившиеся в культуре главным образом в Малайзии и на островах Малайского архипелага, откуда их завозили в конце прошлого века в оранжереи Европы.

СЕМЕЙСТВО ЛОВИЕВЫЕ (LOWIACEAE)

Семейство ловиевые включает всего один род *орхиданта* (Orchidantha, рис. 221) с 7 или 8 видами, распространенными в Южном Китае, на полуостровах Индокитай и Малакка, а также на острове Калимантан.

Виды орхиданты — многолетние травы высотой 0,3—1,5 м, с симподиально ветвящимся корневищем и довольно толстыми корнями. Стебли сильно укорочены, иногда ветвятся у основания и несут двурядно расположенные листья на длинных черешках с влагалищами, охватывающими друг друга. Пластинка удлиненно-эллиптическая, ланцетовидная или почти линейная, с развитой средней жилкой и почти параллельными боковыми жилками. У *орхиданты бахромчатой* (O. fimbriata) длина пластинки листа достигает 1 м, у других видов обычно не превышает 30—50 см.

Цветки орхиданты обоеполые, зигоморфные, по облику напоминают цветки орхидных. Развиваются они в верхушечных соцветиях на коротких облиственных стеблях. Иногда листья под соцветием отмирают и стебель обнажается. Соцветие состоит из нескольких серий симподиально нарастающих элементов, по строению близких к завитку. Каждый элемент соцветия несет в основании чешуевидный лист с двумя килевидными выступами; затем два кроющих листа и на конце — цветок, завязь которого одета прицветничком. Кроющие листья соцветия зеленые или пурпурные, в основании трубчатые, несут в пазухе почки, из них последовательно развиваются такие же ветви соцветия, каждая из которых заканчивается цветком. Первой всегда пробуждается почка верхнего кроющего листа, находящегося непосредственно под цветком, и дает начало целой системе монохазиальных элементов. Почка нижнего кроющего листа развивается значительно позже и образует новую серию монохазиев. Соцветие функционирует долго. По следам от опавших цветков и кроющих листьев можно проследить его историю. Появляются цветки с интервалом в 10—14 дней, причем каждый раскрывается на 1—2 дня.

Цветки орхиданты 3-членные, сегменты околоцветника дифференцированы на чашелистики и лепестки. В верхней части они свободные, а внизу образуют массивную трубку, сросшуюся с очень длинной (8—10 и даже до 20 см) нижней завязью (рис. 221, *1*). Чашелистики линейные или ланцетные, у основания иногда темно-пурпурные или коричневатые. Лепестки очень неравные, 2 маленьких ланцетовидных располагаются по сторонам от большого, с овальной отогнутой пластинкой. Этот лепесток — самая заметная часть цветка, губа, на которую садятся насекомые. Лепестки чаще кремовые или белые, нередко с пурпурными пятнами, иногда коричневые или фиолетовые. Губа обычно отличается по окраске от остальных элементов цветка, иногда она испещрена мелкими пятнами или имеет темное пятно у зева. Пластинка ее может быть тупой или заостренной, обычно она несколько гофрированная, иногда разделена на три лопасти. Основание губы трубчато свернуто вокруг столбика и 5 тычинок. Тычинки с крупными пыльниками, открывающимися продольной щелью, тесно сгруппированы у зева трубки напротив губы. Шестая тычинка, место которой у основания губы, полностью редуцирована или присутствует в виде стаминодия, как в цветках *орхиданты сиамской* (O. siamensis).

Гинецей ловиевых синкарпный, из 3 плодолистиков, завязь 3-гнездная, с многочисленными анатропными семязачатками. Столбик несет 3-лопастное рыльце с изрезанными бахромчатыми краями. Лопасти развернуты в одной плоскости узким веером, воспринимающей поверхностью рыльце обращено к губе. Оно нависает над входом в цветочную трубку, готовое встретить опылителя.

По сообщению известного английского ботаника Р. Э. Холттума (1970), цветки орхиданты бахромчатой издают неприятный запах, напоминающий запах клопов. В Сингапурском ботаническом саду он наблюдал на них многочисленных мух, которые, однако, не опыляли цветки, так как после посещения цветков мухами плоды не образовывались. Губа цветка, блестящая от слизистых выделений, через 6—8 ч вянет и быстро отмирает. Самостерильность

цветков орхиданты свидетельствует о перекрестном опылении их в природе, однако этот процесс еще недостаточно изучен.

Плоды орхиданты — локулицидные коробочки цилиндрической формы — содержат многочисленные эллиптические семена с 3-лопастным ариллусом. Способ распространения семян в природе не изучен, но можно предположить, что здесь определенную роль играет мирмекохория. Орхиданта — лесное растение, ее виды отличаются теневыносливостью и приурочены к сырым тенистым местообитаниям во влажных тропических лесах. Крупные, высотой до 1,5 м, растения *орхиданты длинноцветковой* (O. longiflora) образуют местами заросли в лесах Малайзии, другие виды встречаются рассеянно, отдельными экземплярами, чаще всего их находят в вегетативном состоянии.

Виды орхиданты пока еще редки в коллекциях ботанических садов и являются интересным объектом исследования.

СЕМЕЙСТВО ИМБИРНЫЕ (ZINGIBERACEAE)

Имбирные, насчитывающие около 47 родов и более 1000 видов, произрастают главным образом в лесах Южной и Юго-Восточной Азии, на островах Малайского архипелага и на Новой Гвинее. Лишь немногие виды *альпинии* (Alpinia, табл. 47, *4*), *амомума* (Amomum), *имбиря* (Zingiber, табл. 49, *3—4*) и *куркумы* (Curcuma) встречаются в Северо-Восточной Австралии. В тропической Америке имбирные представлены 50 видами единственного рода *ренеальмия* (Renealmia). В тропической Африке распространены виды эндемичных родов *афрамомум* (Aframomum) и *ценковскиелла* (Cienkowskiella). В лесах на западе континента произрастают около 25 видов ренеальмии и 1 вид *аулотандры* (Aulotandra), остальные 5 видов которой — обитатели Мадагаскара. Вне тропиков встречаются лишь отдельные виды имбирных. Самого северного положения около 30° с. ш. достигают они в Японии на острове Кюсю, где в лесах растут *альпиния японская* (Alpinia japonica) и *имбирь японский* (Zingiber mioga). Примерно до такой же широты распространены имбирные в Китае. В южном полушарии имбирные также достигают 30°. В Южной Африке встречается несколько видов ценковскиеллы, а на юге Бразилии — виды ренеальмии.

Имбирные — характерный элемент тропических дождевых лесов, где они образуют нередко сплошные заросли в густой тени, на полянах, по берегам рек и ручьев, на болотистых и периодически затопляемых низинах. В листопадных муссонных лесах Юго-Восточной Азии они образуют также пышный травяной

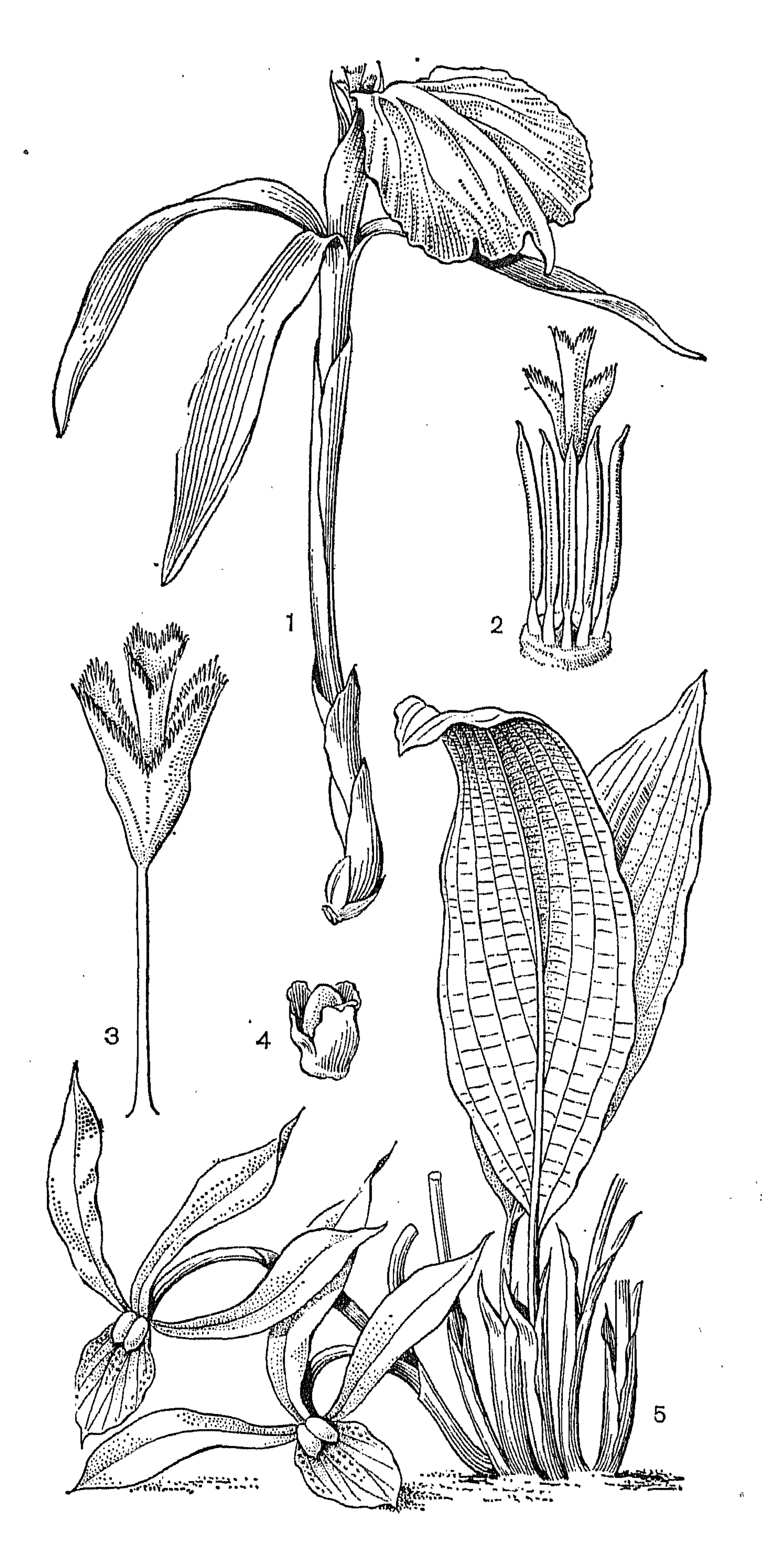


Рис. 221. Ловиевые.

Орхиданта длинноцветковая (Orchidantha longiflora): *1* — цветок; *2* — тычинки и рыльце со спинной стороны; *3* — столбик и рыльце с воспринимающей поверхностью. Орхиданта максилляриевидная (O. maxillarioides): *4* — семя; *5* — цветущее растение.

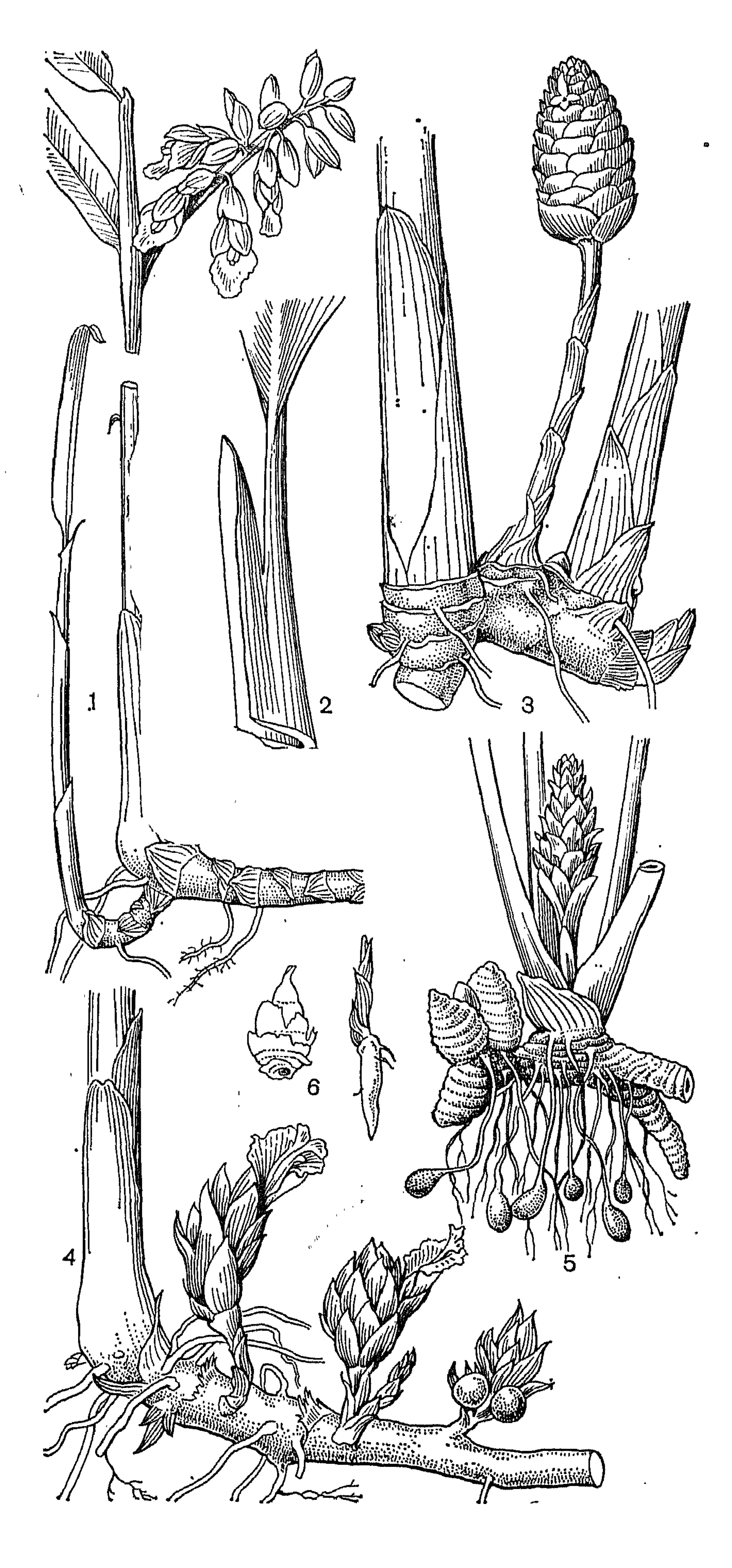


Рис. 222. Имбирные.

Альпиния тупоконечная (Alpinia mutica): *1* — цветущее растение; *2* — черешок с влагалищем. Имбирь зерумбет (Zingiber zerumbet): *3* — корневище с цветоносным стеблем. Амомум розовый (Amomum roseum): *4* — корневище с соцветиями и плодами на коротких генеративных стеблях. Куркума домашняя (Curcuma domestica): *5* — корневище с клубнями и клубневидными корнями, несущее стебель с соцветием; *6* — бульбиллы, образующиеся в соцветиях: *слева* — глоббы поникшей (Globba cernua); *справа* — глоббы ломкой (G. fragilis).

покров. Некоторые виды ренеальмии, *гедихиума* (Hedychium, табл. 47, *3*) и других родов являются эпифитами. Мощные двухметровые растения *бэрбиджеи узкоцветковой* (Burbidgea stenantha) растут в диптерокарповых лесах Калимантана на стволах деревьев в нескольких метрах от земли. Хотя среди имбирных преобладают лесные растения, некоторые из них встречаются и в саваннах. К таким растениям относится *афрамомум бело-фиолетовый* (Aframomum albo-violaceum), широко распространенный в африканских саваннах по обе стороны от экватора, где он переносит ежегодные пожары. Нередки имбирные во вторичных формациях на местах вырубок, на заброшенных плантациях. Как правило, они обитают на небольших высотах над уровнем моря, но некоторые виды произрастают высоко в горах. *Стадиохилус бирманский* (Stadiochilus birmanicus) массово растет на деревьях и скалах в горных лесах Бирмы на высоте 1700 м, а местами даже до 2600—3000 м над уровнем моря. Этой же высоты достигают в Гималаях виды родов *роскоя* (Roscoea), *котлия* (Cautleya) и *каулокемпферия* (Caulokaempferia), а в горах Колумбии *ренеальмия высотная* (Renealmia alticola).

Имбирные — многолетние корневищные растения, у которых все вегетативные органы и семена содержат эфирные масла со специфическим ароматом. Корневища имбирных обычно довольно толстые или клубневидные, покрыты двурядно расположенными чешуевидными влагалищными листьями и несут на каждом междоузлии придаточные корни. У некоторых видов роскои, *глоббы* (Globba), куркумы, *ганьепении* (Gagnepainia) корни клубневидно утолщены. Корневище нарастает симподиально. Каждая растущая его ветвь, сформировав несколько междоузлий, начинает расти к поверхности почвы и образует надземный облиственный стебель (рис. 222). Нередко еще до окончания роста стебля у его основания на корневище в пазухе чешуевидного листа пробуждается почка, дающая начало новой части корневища. Число междоузлий корневища, вырастающих до образования стебля, постоянно для каждого вида и обычно невелико. Благодаря тому что междоузлия короткие, имбирные образуют довольно густые куртины. Необычное корневище, приподнятое на придаточных корнях над поверхностью почвы, имеет *ренеальмия Елены* (Renealmia helenae), растущая в болотистых лесах Панамы. У *хорнштедтии большой* (Hornstedtia grandis) из лесов Малайзии мощные корневища поднимаются на полметра над землей на толстых красноватых ходульных корнях. Наличие мясистых корневищ, в которых запасаются вода и питательные

вещества, позволяет многим имбирным переживать засушливый период и обеспечивает процветание этого семейства в области муссонного климата. Виды, растущие в постоянно влажном климате, обнаруживают тенденцию к непрерывному росту, но у обитателей муссонных лесов и саванн существует период покоя, когда надземные части отмирают. Контрактильные корни, которые имеются у некоторых видов, втягивают корневище поглубже в почву на время засухи. *Кемпферия округлая* (Kaempferia rotunda), культивируемая в Юго-Восточной Азии, сохраняет ежегодный период покоя даже при выращивании в условиях постоянной влажности. Такой же генетически закрепленный период покоя имеют виды афрамомума из саванн Африки, *глобба марантовая* (Globba marantina), обитающая в северной части полуострова Малакка, и многие другие.

Стебель надземного побега в вегетативной фазе остается коротким и утолщенным, с сильно сближенными междоузлиями. На нем тесно двумя рядами располагаются очередные листья с длинными, обычно незамкнутыми влагалищами. Лишь у некоторых видов роскои и у *котлии изящной* (Cautleya gracilis) листовые влагалища трубчатые. Влагалище охватывает стебель, края его находят друг на друга, образуя трубку, внутри которой развивается следующий лист. Так же как у бананов, у имбирных развиваются из вложенных друг в друга влагалищ полые ложные стебли, которые могут достигать большой высоты. На Соломоновых островах известно несколько гигантских альпиний, высотой до 8 м, а *альпиния односторонняя* (Alpinia unilateralis) достигает в высоту даже 10 м. В то же время у *аулотандры мадагаскарской* (Aulotandra madagascariensis) очень короткие стебли несут всего по одному листу, а у *цифостигмы двулистной* (Cyphostigma diphyllum) — по два. На первый взгляд кажется, что листья растут прямо на ползучем корневище, настолько незаметны их стебли.

Число листьев на стебле довольно постоянно у каждого вида имбирных и может служить систематическим признаком. У глоббы, гедихиума и родственных им родов ряды листьев на надземных стеблях точно продолжают расположение рядов чешуевидных листьев на корневищах. У альпинии и близких к ней родов расположение листьев на надземных стеблях поперечное, повернутое на 180° по отношению к рядам чешуй на корневище. Первые листья надземного побега не имеют развитой пластинки, так что основание ложного стебля обернуто снаружи несколькими влагалищными листьями — катафиллами. Листья имбирных часто сидячие или имеют небольшой черешок, верхний край влагалища всегда с хорошо развитым язычком — лигулой. Американский ботаник П. Б. Томлинсон (1956) обнаружил у имбиря, в месте прикрепления пластинки, утолщение на черешке, подобное «подушечке» марантовых. Пластинки листьев у имбирных чаще ланцетовидно удлиненные, овальные, иногда широкоовальные или почти округлые, у некоторых видов линейные, всегда с хорошо развитой главной жилкой и почти параллельными боковыми жилками. Поскольку лист развивается в трубке ложного стебля, он несколько асимметричный. Листья некоторых имбирных имеют опушение, особенно часто на лигуле, по краям и вдоль главной жилки, а иногда и по всей поверхности. Волоски опушения обычно одноклеточные, с основанием, погруженным в эпидермальный слой, в отличие от поверхностных волосков костусовых. Проводящая система имбирных состоит почти исключительно из трахеид, сосуды найдены лишь в стеблях ренеальмии, а у остальных представителей семейства — в корнях.

Цветки имбирных в верхушечных соцветиях. При переходе к цветению побег быстро растет внутри ложного стебля и выносит соцветие над листьями. Только у *плагиостахиса* (Plagiostachys) из лесов Малайзии соцветие остается на укороченном стебле, не поднимается кверху во влагалищной трубке, а прорывает ее сбоку и появляется наружу у основания ложного стебля. У *николайи* (Nicolaia), афрамомума, *кардамона* (Elettaria, табл. 49, *1—2*) и многих других имбирных имеются стебли, несущие соцветия, лишенные развитых листьев и покрытые лишь чешуевидными катафиллами. Они образуются из почек на корневище у основания вегетативных стеблей и обычно значительно короче их. У некоторых видов афрамомума и *ахасмы* (Achasma) цветоносные стебли достигают всего нескольких сантиметров в длину и полностью погружены в землю вместе с нижней частью соцветий; на поверхности почвы видны только яркие цветки, а плоды развиваются под землей. Похожую картину можно наблюдать у видов кардамона и *элеттариопсиса* (Elettariopsis), обитающих в лесах Малайзии. Соцветия их стелются по земле или развиваются под слоем опавших листьев, над которыми поднимаются цветки.

Для имбирных характерно соцветие типа тирса и его различные модификации. Главная ось соцветия обычно несет спирально расположенные кроющие листья. Они могут быть зелеными или ярко окрашенными — желтыми, оранжевыми, красными, фиолетовыми — и тогда, несомненно, играют роль в привлечении опылителей. Изредка встречаются соцветия с белыми кроющими листьями, как у *ренеальмии пирамидальной* (Renealmia pyramidalis). У *ни-*

колайи высокой (Nicolaia elatior) с островов Малайского архипелага соцветие окружено снизу крупными ярко-красными кроющими листьями, которые образуют обертку и придают соцветию облик огромного цветка. Некоторые альпинии имеют очень крупные кроющие листья, у других они мелкие или вообще не развиты, а у глоббы они быстро опадают. В то же время у растений с погруженными в землю соцветиями крупные и кожистые кроющие листья играют защитную роль. В пазухах кроющих листьев расположены парциальные соцветия — завитки. Завиток состоит из серии последовательно развивающихся осей, каждая из которых заканчивается цветком и несет под ним прицветник. У видов *риделии* (Riedelia), ганьепении и *гемиорхиса* (Hemiorchis) прицветники не развиты. Прицветники могут быть ланцетными или иметь трубчатое строение; обычно они тоже ярко окрашены и несут в пазухе почку, дающую начало новой веточке завитка. Так образуются тирсы с многоцветковыми завитками, как у многих видов ренеальмии, альпинии, глоббы и др.

Укорочение осей завитка приводит к образованию соцветий колосовидного облика, как, например, у куркумы (рис. 222). Плотные кожистые кроющие листья куркумы спиральными рядами густо располагаются на довольно мясистой оси; верхние из них сближены, не несут парциальных соцветий и иногда ярко окрашены в розовый или красный цвет. Края кроющих листьев куркумы несколько свернуты и почти до половины срастаются с соседними. В их пазухах, как и в соцветиях геликоний, накапливается дождевая вода, и развитие цветков происходит в воде, где разлагаются части отцветших цветков. В воде же созревают и затем размокают плоды, а семена выскальзывают из слизистой массы.

В процессе еще большего укорочения главной оси соцветия образовались плотные головчатые соцветия, как у афрамомума, хорнштедтии и других родов. Иногда в парциальном соцветии имбирных происходит редукция числа цветков до одного, и соцветие приобретает облик кистевидного, колосовидного или головчатого. Одноцветковые парциальные соцветия имеются почти у всех видов имбиря, у многих видов ренеальмии, амомума, гедихиума, кемпферии. У некоторых видов кемпферии, афрамомума и других родов все соцветие редуцировано до единственного цветка. Примерами могут служить *кемпферия сиккимская* (Kaempferia sikkimensis) или *роскоя альпийская* (Roscoea alpina), которую нередко выращивают в ботанических садах.

Цветки имбирных почти всегда обоеполые, зигоморфные, обычно душистые и яркие. Чашечка зеленая, трубчатая. Лепестки более или менее сросшиеся, неравные. Обращенный к оси соцветия (адаксиальный) лепесток, как правило, крупнее остальных и иногда капюшонообразно вогнут. У его основания расположена единственная фертильная тычинка, принадлежащая к внутреннему кругу андроцея, остальные 2 члена которого стерильны и срослись в лепестковидный стаминодий, называемый губой и имеющий у разных родов очень различную форму. Передняя (абаксиальная) тычинка внешнего круга всегда отсутствует, а остальные 2 или тоже отсутствуют, или превращены в маленькие или крупные лепестковидные стаминодии, расположенные по обе стороны фертильной тычинки, а у имбиря — приросшие к губе. Они хорошо развиты у гедихиума, глоббы и родственных им родов и обычно отсутствуют у альпинии и других близких к ней имбирных. Внешний облик цветка определяет главным образом противостоящая фертильной тычинке лепестковидная губа. Основание губы трубчато свернуто и прикреплено к трубке венчика, а отогнутая пластинка цельная или 2-, 3-лопастная, яркая, иногда с желтым или темным пятном у зева. У многих видов ренеальмии, *ринхантуса* (Rhynchanthus) и других родов губа небольшая, вертикально стоящая и цветок имеет трубчатую форму.

Строение фертильной тычинки очень варьирует и определяет механизм опыления цветка. Тычиночная нить имбирных широкая и несет 2 одногнездных пыльника. Связник нередко продолжен над ними в крупный надсвязник самой различной формы (рис. 223, *7—9*), иногда зубчатый или с выступающими лопастями. У *имбиря аптечного* (Zingiber officinale, табл. 49, *3*, *4*) надсвязник обернут вокруг длинного и нежного столбика и защищает его, оставляя свободным рыльце. Необычное строение имеет тычинка *мантисии* (Mantisia), у которой надсвязник расширен и имеет выступающие в стороны лопасти. Пыльники вскрываются продольно; пыльцевые зерна однобороздные или безапертурные (у альпинии, куркумы и других родов); оболочка их клейкая и поэтому они часто слипаются. Гинецей имбирных из 3 плодолистиков, обычно синкарпный, 3-гнездный, но некоторые виды кемпферии обнаруживают тенденцию к неполному развитию перегородок завязи; глобба, мантисия, ганьепения и гемиорхис имеют паракарпный гинецей и 1-гнездную завязь с постенной плацентацией. Завязь всегда нижняя, семязачатки анатропные или несколько изогнутые. Столбик тонкий, у некоторых видов погружен в желобок на задней стенке цветочной трубки. Вертикального положения столбик достигает лишь при поддержке тычинки, как и у костусовых; наверху он закреплен

между пыльниками и выносит рыльце над ними. Рыльце обычно воронковидное, с железистым опушением по краям.

У основания столбика на вершине завязи расположены нектарные желёзки разнообразного строения (рис. 223, *10—14*), которые, по мнению А. Кронквиста (1981), вероятно, представляют собой видоизмененные верхушки септальных нектарников. Иногда они неправильной формы, как у некоторых альпиний, или имеют вид двух цилиндрических образований. Чаще всего у имбирных 2 тонких шиловидных нектарника такого типа, как у *роскои пурпурной* (Roscoea purpurea, рис. 223, *14*). Выделяемый желёзками обильный нектар привлекает опылителей.

Цветки имбирных очень недолговечны. Они раскрываются утром всего на несколько часов и к вечеру уже увядают. В соцветии они зацветают последовательно снизу вверх. У большинства имбирных одновременно в соцветии открыто по одному-два цветка, редко больше. Для имбирных характерна протандрия.

Наблюдений за опылением цветков имбирных, к сожалению, немного. Р. Э. Холттум (1950) для имбирных Малайзии указывает в качестве опылителей дневных бабочек с длинными хоботками. На белых душистых цветках *гедихиума венценосного* (Hedychium coronarium) и других видов с длинными тычинками замечены бабочки-бражники (Sphingidae), которые высасывают нектар, паря перед цветком. Мало изучено опыление имбирных с цветками, находящимися у земли. Г. Н. Ридли (1899) наблюдал на цветках хорнштедтии мух и пчел, но все ли они на самом деле являются опылителями, неясно.

Голландский ботаник П. Мас (1977), подробно изучавший ренеальмии в тропической Америке, выделяет у них два типа опыления в зависимости от строения цветка. Виды ренеальмии с трубчатым строением цветка опыляют колибри; у других видов крупная отогнутая губа служит посадочной площадкой для пчел. Несомненно, что закономерность, отмеченная П. Масом для ренеальмии, распространяется и на имбирные восточного полушария. Известный исследователь биологии опыления П. Кнут указывает (1898) на птицеопыление соцветий николайи высокой. Однако, как показали наблюдения, большинство имбирных с крупной губой опыляют пчелы. Пробираясь за нектаром в трубку цветка, опылитель прежде всего касается торчащего над пыльниками рыльца и оставляет на нем принесенную пыльцу, а затем проходит под пыльниками и обсыпается пыльцой этого цветка. Особый механизм опыления имеется у цветков роскои, котлии, куркумы и ряда других родов, у которых нижняя часть пыль-

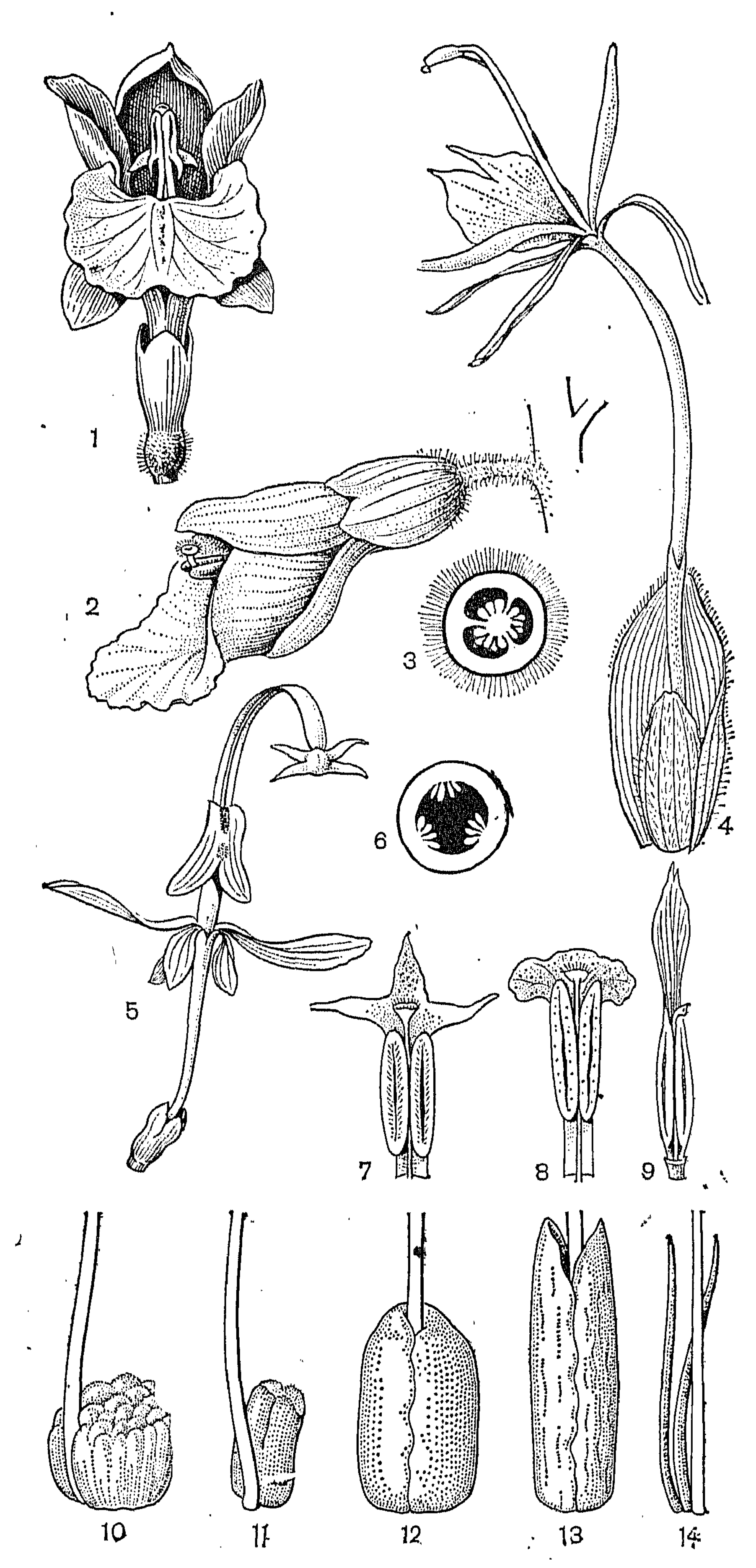


Рис. 223. Имбирные.

Куркума австралазийская (Curcuma australasica): *1* — цветок. Альпиния зерумбет (Alpinia zerumbet): *2* — цветок; *3* — поперечный разрез завязи. Гедихиум цилиндрический (Hedychium cylindricum): *4* — цветок. Глобба поникшая (Globba cernua): *5* — цветок; *6* — поперечный разрез завязи. Тычинки с надсвязниками различного строения: *7* — вида амомума (Amomum sp.), *8* — амомума Кёнига (A. koenigii), *9* — бэрбиджеи блестящей (Burbidgea nitida). Нектарные железки, расположенные на завязи у основания столбика: *10* — вида альпинии (Alpinia sp.), *11* — гедихиума цилиндрического, *12* — ценолофона серебристого (Cenolophon argenteum), *13* — горнштедтии войлочной (Hornstedtia tomentosa), *14* — роскои пурпурной (Roscoea purpurea).

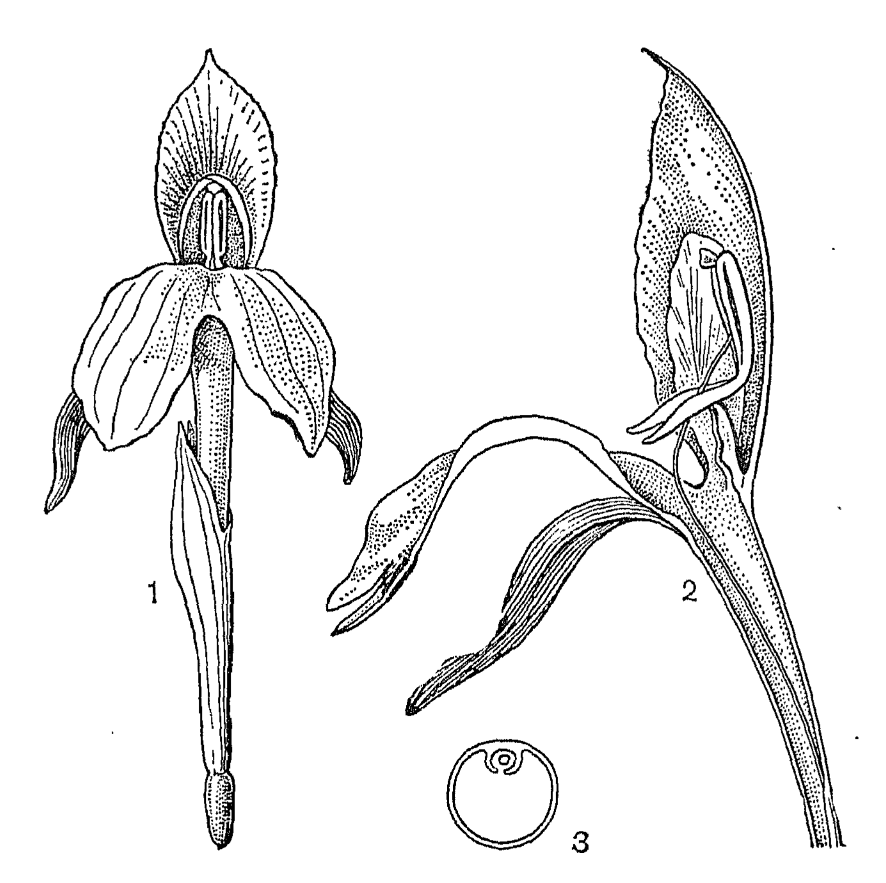


Рис. 224. Роскоя пурпурная (Roscoea purpurea):

1 — цветок; *2* — продольный разрез цветка, видны торчащие вперед шпорцы пыльников и выгнутый столбик; *3* — поперечный разрез цветочной трубки, видны выросты, образующие желобок, в котором фиксирован столбик.

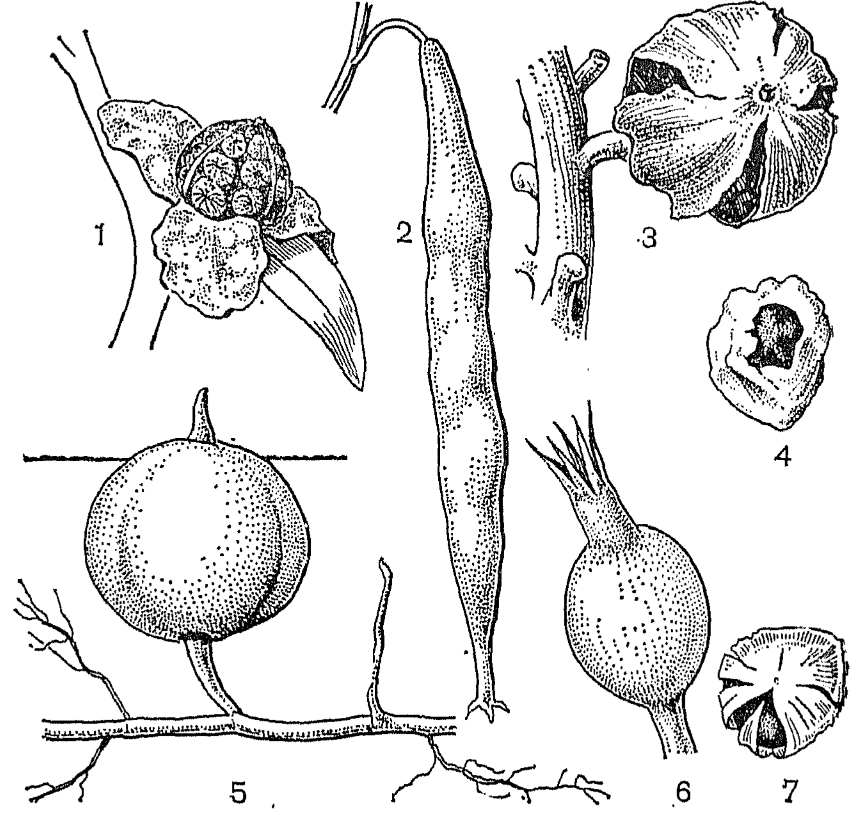


Рис. 225. Имбирные.

Котлия желтая (Cautleya lutea): *1* — раскрывшийся плод. Силиквамомум тонкинский (Siliquamomum tonkinense): *2* — плод. Альпиния малаккская (Alpinia malaccensis): *3* — раскрывающийся плод; *4* — семя с ариллусом. Афрамомум атевский (Aframomum atewae): *5* — подземный плод на корневище. Альпиния галанга (Alpinia galanga): *6* — плод; *7* — семя с ариллусом.

ников стерильна и превращена в шпорцы. Особенно специализирован аппарат опыления у роскои (рис. 224), у которой пыльники подвижно прикреплены к нити в середине спинной стороны. При раскрытии цветка поднятые вверх боковые стаминодии загнутыми краями оттягивают назад рыльце и связник, а шпорцы выдвигаются вперед, как взведенный курок. Насекомое, пытающееся проникнуть за нектаром, невольно нажимает на шпорцы, и сложный механизм приходит в действие. Пыльники, как рычаг, наклоняются и вытряхивают пыльцу на спинку насекомого. Столбик, свободно двигающийся в желобке тычинки и между пыльниками, выдвигается, словно струна, вынося рыльце довольно далеко, и касается спинки насекомого за пределами зоны попадания своей пыльцы. К сожалению, неизвестно, какие насекомые опыляют цветки роскои в Гималаях. В ботаническом саду Бергена их опыляли крупные шмели. Директору сада Р. Нордхагену (1932) удалось заметить, что, когда шмель вылезает из цветка, волоски рыльца защищают его от повторного попадания пыльцы, обеспечивая таким образом перекрестное опыление

Для гедихиума и некоторых других родов отмечена самостерильность, но многие имбирные завязывают плоды и при самоопылении.

Плоды у имбирных двух типов: преобладают локулицидные коробочки, но встречаются и сочные нераскрывающиеся ягодообразные плоды, как, например, у афрамомума (рис. 225, *5*), у некоторых видов альпинии (рис. 225, *3*) и риделии. Семена чаще овальные или удлиненные с несколькими гранями, одеты твердой оболочкой и окутаны ариллусом, который обычно имеет неправильно изрезанные края. Ариллус, по-видимому, играет роль при раскрывании плода. Р. Нордхаген наблюдал интенсивное раскрывание плодов роскои во влажную погоду, когда ариллусы сильно набухали. Створки плода роскои под давлением раскрываются и, выгибаясь, с силой выбрасывают семена на землю. Полное раскрытие плодов наблюдается также у гедихиума, *брахихилума* (Brachychilum), имбиря, глоббы. Однако не всегда семена разбрасываются. Благодаря слипающимся ариллусам (рис. 225, *4*, *7*) они иногда остаются лежать в раскрытом плоде или выпадают одним пакетом. Ярко-оранжевые коробочки брахихилума, раскрываясь, обнажают плотно сидящие семена с красным ариллусом. Сочные ароматные плоды и яркие семена привлекают птиц, активно участвующих в распространении семян имбирных. Плоды имбирных поедают обезьяны, кабаны, грызуны и другие животные.

Большая роль в распространении семян имбирных принадлежит муравьям, которых привлекает сочный, маслянистый, а иногда и сладкий ариллус. В опыте, проведенном Р. Нордхагеном, муравьи за 5 мин утащили 30 семян роскои, почти не тронув семян колокольчика, служивших контролем.

Семена имбирных имеют прямой зародыш, окруженный остатком эндосперма, а запасающей тканью служит перисперм. В отличие от костусовых семена имбирных прорастают под землей.

Многие виды имбирных плодоносят редко. В их жизни большую роль играет вегетативное размножение, главным образом корневищами. Виды рода глобба из Юго-Восточной Азии имеют специальные органы вегетативного размножения — бульбиллы, образующиеся в пазухах нижних кроющих листьев на главной оси соцветия или в завитках наряду с цветками. Бульбиллы (обычно величиной 1—2 см) могут состоять из укороченного стебля, одетого чешуями (рис. 222, *6*), или из стебля и короткого толстого корня, а у *глоббы Холттума* (Globba holttumii) из Малайзии бульбиллы еще на соцветии начинают развивать листья и превращаются в готовые маленькие растеньица. Бульбиллы легко опадают при прикосновении, но, попав на землю, могут сохранять жизнеспособность в течение нескольких засушливых месяцев до начала муссонных дождей.

Семейство имбирные подразделяется на 3 трибы: *глоббовые* (Globbeae), *имбирные* (Zingibereae) и *альпиниевые* (Alpineae). Глоббовые характеризуются одногнездной завязью; в этой трибе 4 рода и более 100 видов; самый большой род *глобба* (Globba) заключает около 100 видов, распространенных в Индии, Бирме, Южном Китае, на полуостровах Индокитай и Малакка, на островах Малайского архипелага, Филиппинах и Новой Гвинее.

Две другие трибы характеризуются 3-гнездной завязью. Представители трибы имбирных (18 родов и около 300 видов) имеют лепестковидные боковые стаминодии (у имбиря приросшие к губе) и густые соцветия. Растения трибы альпиниевых (25 родов и около 600 видов) имеют мелкие боковые стаминодии или совсем лишены их, им присущи менее густые соцветия. Самый большой род *альпиния* (Alpinia, табл. 47, *4*) заключает свыше 200 видов, распространенных в тропической Азии, на островах Малайского архипелага, Филиппинах, Новой Гвинее и в Полинезии.

Благодаря содержанию эфирных масел многие имбирные издавна используют как пряные и лекарственные растения. Одним из важнейших пряных растений является имбирь аптечный, происходящий из Южной Азии. Его с древних времен культивировали в Индии, а в настоящее время выращивают во всех тропических странах мира. Корневища имбиря, очищенные или только промытые и высушенные на солнце, содержат 2—3% эфирного масла, имеющего специфический аромат и жгучий вкус. Корневища имбиря применяют для ароматизации пищевых продуктов: кондитерских изделий, варенья, пряных соусов, ликеров, пива, а также используют в парфюмерии. Заменой настоящего имбиря служат корневища некоторых других видов этого рода: *имбиря зерумбет* (Zingiber zerumbet, рис. 222, *3*), *имбиря касумунар* (Z. cassumunar) из тропической Азии и *имбиря японского* (Z. mioga).

Большое значение имеет *кардамон настоящий* (Elettaria cardamomum, табл. 49, *1—2*), растущий во влажных горных лесах Южной Индии. Кардамон выращивают главным образом в Индии, на острове Шри-Ланка, полуострове Индокитай и в Южном Китае, закладывая плантации на высоте 600—1500 м над уровнем моря. Семена кардамона содержат 3,5—7% эфирного масла, их используют как пряную приправу к пище, в кондитерской и табачной промышленности, а также в медицине. Заменителем кардамона могут служить семена некоторых других имбирных, чаще всего *амомума шиловидного*, так называемого «непальского кардамона» (Amomum subulatum), и *альпинии галанга*, или *галанги большей* (Alpinia galanga). Альпиния галанга распространена в культуре по всей тропической Азии, ее корневища используют как приправу к рису и как источник крахмала. *Альпиния лекарственная*, или *галанга меньшая* (A. officinarum), содержит в корневищах 0,7—0,8% эфирного масла и распространена как пряное и лекарственное растение в странах тропической Азии. Корневища этого растения экспортируют в Европу.

Во всех тропических странах возделывают *куркуму домашнюю*, или *культурную* (Curcuma domestica), происходящую из Юго-Восточной Азии. В корневищах куркумы 1,3—5,5% эфирного масла, применяемого для ароматизации пищевых продуктов и в парфюмерии. Кроме того, из корневищ получают пищевой крахмал и стойкий желтый краситель для тканей, сливочного масла, сыров. Как пряное и лекарственное растение с древних времен в странах Юго-Восточной Азии культивируют также *куркуму цитварную* (C. zedoaria), а также кемпферию округлую, клубневидные корневища которой съедобны.

Многие виды имбирных используют как овощные растения и применяют в народной медицине. Из стеблей и листьев гедихиума венценосного и николайи высокой изготовляют плетеные изделия и особую бумагу. *Альпинию зерумбет*

(Alpinia zerumbet), гедихиум венценосный, *гедихиум гарднера* (Hedychium gardnerianum), *гедихиум ярко-красный* (H. coccineum) и другие виды имбирных выращивают в оранжереях ботанических садов как декоративные растения. Красиво цветущие виды роскои можно культивировать на юге СССР, укрывая корневища на зиму.

СЕМЕЙСТВО КОСТУСОВЫЕ (COSTACEAE)

В пантропическом семействе костусовых 4 рода и около 200 видов, большинство которых распространены в Центральной и Южной Америке. Здесь представлены 3 рода: монотипный род *монокостус* (Monocostus), род *димерокостус* (Dimerocostus), в котором 2 вида, и *костус* (Costus, рис. 226, табл. 47, *5*, 50, *4*, *5*), содержащий около 40 видов,— единственный пантропический род в семействе (число видов его убывает во флоре по мере распространения к востоку). В тропической Африке насчитывают около 25 его видов, в Юго-Восточной Азии — всего 5, а в лесах Северо-Восточной Австралии произрастает единственный вид — *костус Потье* (C. potierae). На Молуккских островах, в Новой Гвинее, на архипелаге Бисмарка и в лесах Квинсленда в Австралии распространено около 20 видов рода *тапейнохилус* (Tapeinochilus, табл. 50, *1*, *3*).

Большинство костусовых растет куртинами, образуя почти чистые заросли во влажных тропических лесах, на полянах и вырубках, по берегам рек и ручьев, на болотах. К почве они неприхотливы и встречаются и на глинистых и на песчаных почвах. Среди африканских видов костуса есть эпифиты, например *костус Ле-Тестю* (Costus letestui) и *костус голостебельный* (C. nudicaulis). Большую роль играют костусовые во вторичных формациях, на вырубках, плантациях, по обочинам дорог. В Центральной Америке на Атлантическом и Тихоокеанском побережьях костусовые местами образуют заросли вместе с геликониями, каннами, марантовыми и карлюдовикой. В то же время некоторые виды поднимаются в горах на большую высоту над уровнем моря. Так, в тенистых ущельях Коста-Рики *костус горный* (C. montanus) встречается на высоте 2000 м, а в Перу и Боливии на таком же уровне — *димерокостус серебристый* (Dimerocostus argenteus). Костусы произрастают и в светлых редколесьях, и в саваннах среди кустарников. В Центральном Перу по реке Уальяга в сухих лесах типа каатинги вместе с кактусами встречается *монокостус одноцветковый* (Monocostus uniflorus).

Костусовые, как правило, крупные или даже гигантские корневищные травы. Корневище симподиально ветвится в почве и состоит из отдельных частей, заканчивающихся надземным стеблем. Корневище тонкое или чаще клубневидно утолщенное, покрытое чешуевидными листьями и нередко опушенное, несет многочисленные придаточные корни. У *костуса почти сидячего* (Costus subsessilis), произрастающего в кампосах Бразилии, корни имеют на концах веретеновидные утолщения. Запас воды в корнях помогает этому растению с коротким корневищем и стеблем высотой всего 12—20 см пережить засушливый период. Обычно стебли костусовых хорошо развиты, высотой до 2—3 м, а у некоторых, например у *костуса гладкого* (C. laevis) из влажных тропических лесов Южной Америки, они высотой до 6 м. Листья у него, как правило, эллиптические, у *костуса имбирного* (C. zingiberoides) — линейные, злаковидные, а у *костуса Малорта* (C. malortieanus) — широкоэллиптические, почти округлые. Обычно листья почти без черешка, но с хорошо развитым замкнутым трубчатым влагалищем, которое охватывает стебель. Верхний край влагалища заканчивается лигулой и несет иногда реснитчатое опушение. Располагаются листья на стебле спирально, что сочетается у костуса с вращением оси стебля по мере роста.

Известный немецкий морфолог Карл Гёбель рассматривал стебель костуса как лиану, растущую без опоры. Действительно, стебель не стоит вертикально, а спирально изогнут, подобно винтовой лестнице, что обеспечивает максимально выгодную экспозицию листьев к свету в сумраке тропического леса. Стебли тапейнохилуса ветвятся. У костуса при повреждении точки роста из пазушных почек также развиваются боковые ветви. Интересно, что направление листовой спирали на ветвях обычно обратно направлению на главном стебле. Растения, выросшие из семян одного плода, разделяются примерно на равные группы с листовой спиралью, направленной по часовой стрелке и против нее.

Основание стебля, иногда высотой до 0,5 м, покрыто влагалищными листьями, не имеющими пластинок. У *костуса длинноостроконечного* (C. cuspidatus, рис. 226, *7—8*, табл. 50, *4*, *5*) из лесов Южной Бразилии в пазухах верхних листьев образуются овальные бульбиллы длиной до 1 см, покрытые густым коричневым опушением. Опадая на землю, они могут переживать засушливый период и прорастать при благоприятных условиях. Все вегетативные органы костусовых нередко имеют опушение из мелких одноклеточных или длинных многоклеточных волосков. Костусовые не содержат в тканях эфирных масел и не имеют аромата.

Цветки костусовых обычно в колосовидных или головчатых соцветиях, венчающих облист-

венные стебли. У некоторых видов они появляются на специализированных коротких безлистных стеблях, покрытых лишь чешуевидными влагалищными листьями. Репродуктивные побеги вырастают у самого основания вегетативных стеблей, а иногда на значительном расстоянии от них, на другом конце корневища. Ботаники, собиравшие гербарий в лесных зарослях, не всегда могли сопоставить булавовидные, похожие на шишки соцветия с вегетативными стеблями, что подчас порождало путаницу при определении материала.

Сходство с шишкой соцветию придают многочисленные прицветники, плотно расположенные спиральными рядами. В пазухах прицветников расположены цветки, снабженные у основания трубчатым или ладьевидным прицветничком (рис. 226, *2*, *3*). Особенно крупные соцветия, диаметром до 25 см, имеют костус гладкий и *костус гуанайский* (C. guanaiensis). У большинства видов прицветники зеленые или желтоватые, у некоторых — ярко-оранжевые или красные. Очень яркие соцветия имеют *костус красивый* (C. speciosus) и *тапейнохилус колючий* (Tapeinochilus pungens, табл. 50, *1—3*). Иногда прицветники несут на вершине листовидные придатки, особенно крупные в соцветиях костуса длинноостроконечного (табл. 50, *4*). У вершины прицветников, а иногда и на прицветничках заметна зона железистой эпидермы, выделяющей нектар. У димерокостусов соцветия колосовидные, достигающие у *димерокостуса шишковидного* (D. strobilaceus) в длину 40 см. Прицветники димерокостуса имеют широкое воронковидное влагалище, охватывающее ось соцветия, иногда есть и листовидные пластинки на вершине. Только монокостус одноцветковый не имеет дифференцированного соцветия: его цветки располагаются по одному в пазухах верхних вегетативных листьев.

Цветки костусовых образуют трубчатую чашечку с трехзубчатым краем. У димерокостуса 2 чашелистика полностью срастаются и чашечка двулопастная. Лепестки этих цветков белые, желтые, оранжевые или красные, тоже срастаются у основания в трубку. Задний лепесток несколько крупнее боковых. Зигоморфный характер цветка определяет наиболее заметная его часть — направленная вперед крупная лепестковидная губа с большим волнистым или гофрированным отгибом. Известный немецкий морфолог Вильгельм Тролль (1928) пришел к выводу, что губа цветка костусовых является результатом срастания 5 стаминодиев. Края губы в нижней части обычно тоже сомкнуты в трубку, соединенную с трубкой венчика. Единственная фертильная тычинка у костусовых крупная, лепестковидная, принадлежащая к внутреннему кругу тычинок. Она расположена

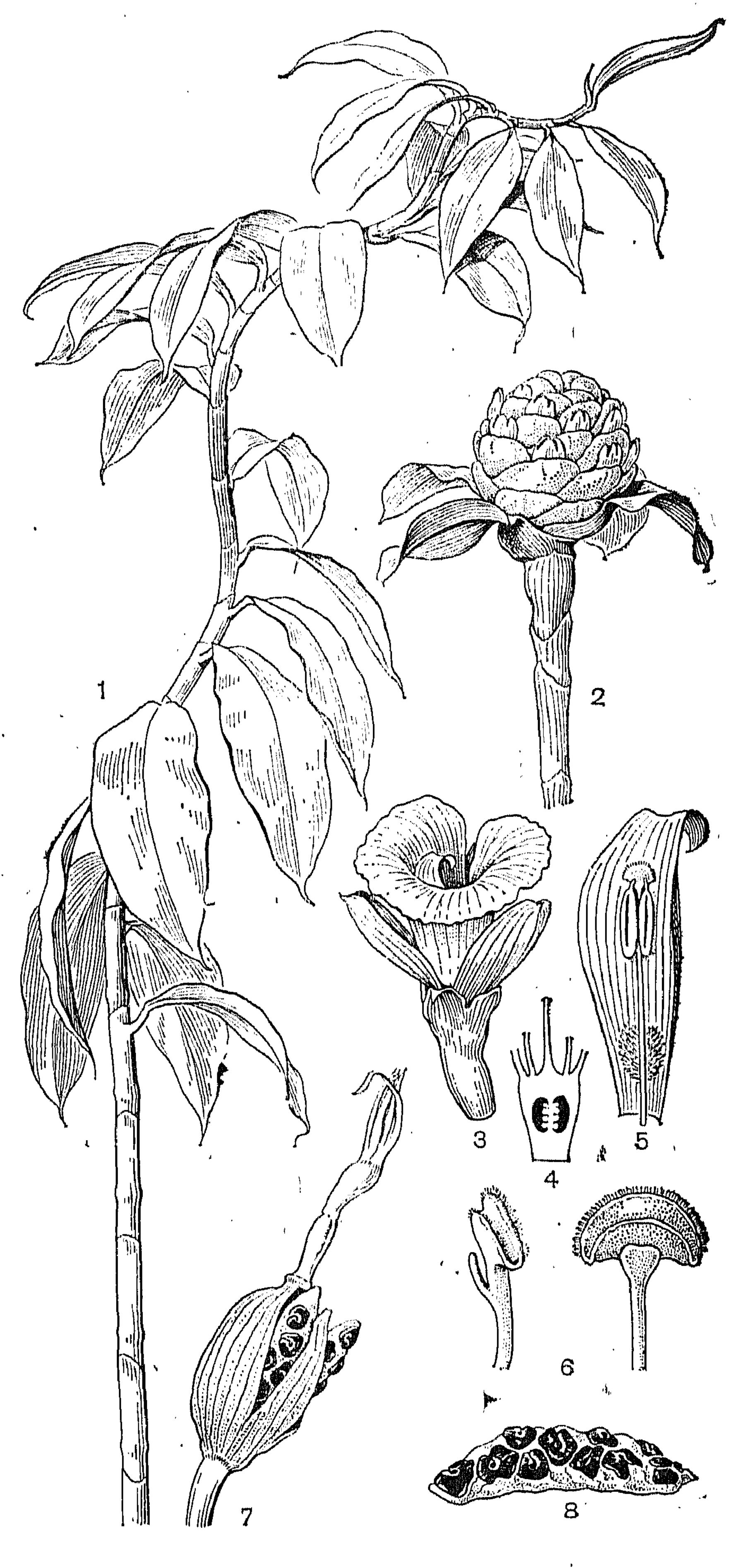


Рис. 226. Костусовые.

Костус крупноприцветниковый (Costus megalobractea): *1* — вегетативный побег; *2* — соцветие. Костус Лукануса (C. lucanusianus): *3* — цветок; *4* — продольный разрез завязи; *5* — тычинка с пыльниками, между ними — столбик с рыльцем; *6* — рыльце, вид с двух сторон. Костус длинноостроконечный (C. cuspidatus): *7* — раскрывающийся плод; *8* — семена из одного гнезда плода, слипшиеся благодаря клейким ариллусам.

со стороны оси соцветия и, нависая, закрывает вход в цветочную трубку (рис. 226, *5*). Пыльник расположен в середине или в нижней части широкой тычиночной нити, гнезда его вскрываются продольно. Пыльцевые зерна костусовых покрыты толстой многопоровой экзиной.

Гинецей костусовых синкарпный и состоит из трех плодолистиков. Завязь нижняя, у костуса 3-гнездная с центральной плацентацией, а у монокостуса, димерокостуса и тапейнохилуса 2-гнездная вследствие недоразвития одного плодолистика, с постенной плацентацией. Семязачатки анатропные, располагаются в один или два ряда.

В тканях завязи, над перегородками, имеются погруженные нектарники, открывающиеся протоком на поверхности. Над задней перегородкой, со стороны тычинки, нектарник развит слабее или совсем редуцирован. Столбик простой, нитевидный, в верхней части зажат между пыльниками. Рыльце воронковидное или из двух полулунных лопастей (рис. 226, *6*), с реснитчатым опушением по краю, иногда, например у *костуса припудренного* (C. pulverulentus), имеет с задней стороны вильчатый вырост, который находится между пыльниками и фиксирует рыльце.

Цветки костусовых раскрываются обычно утром, по одному в соцветии, а к вечеру уже вянут. Раскрытие цветков в одном соцветии происходит последовательно, начиная снизу. Эти цветки с крупной губой активно посещают пчелы. Пчела садится на губу и приподнимает нависающую лепестковидную тычинку, пробираясь в трубку цветка. Ее спинка, несущая пыльцу с других цветков, касается прежде всего рыльца. Затем насекомое проходит под пыльниками, вскрывающимися продольно и обсыпающими пчелу пыльцой. Ван дер Пэйл (1941), С. Фогель (1966) и другие биологи наблюдали на цветках димерокостуса и костуса пчел-плотников из рода ксилокопа (Xylocopa latipes и другие виды), а также многочисленных пчел эвглоссин (Euglossinae). В. Бурк (1891) и Ф. Ф. Р. Хайде (1927) наблюдали на Яве цветки костуса красивого с трубкой, поврежденной пчелой ксилокопой, высасывающей нектар снаружи. Однако такому «ограблению» цветков у большинства видов мешают плотные прицветники и муравьи, привлеченные в соцветие нектаром мелких внецветковых железок.

Цветки костуса с длинной и узкой цветочной трубкой и трубчато свернутой губой недоступны пчелам. Из них могут достать нектар только птицы колибри с достаточно длинным клювом. Голландский ботаник П. Мас, подробно изучавший костусовые в тропической Америке, наблюдал (1977) частые посещения соцветий костуса этими птицами. Цветки костуса Малорта опыляют и пчелы, и колибри. Для тапейнохилуса тоже характерно опыление птицами. Интересно, что ареал этого растения совпадает с ареалом райских птиц, опыляющих его цветки.

Плод костусовых — тонкостенная цилиндрическая или овальная 2—3-гнездная коробочка с остатками околоцветника на вершине. У многих видов костуса соплодие падает на землю вместе с отмирающим стеблем и оболочка нераскрывающихся плодов постепенно сгнивает, освобождая семена. Плоды монокостуса, тапейнохилуса, *костуса скученноцветкового* (Costus congestiflorus), костуса длинноостроконечного и других видов представляют собой локулицидную коробочку, раскрывающуюся сверху вниз. Некоторые виды обнаруживают септифрагное вскрывание коробочек, когда тонкие стенки отделяются от перегородок и крошатся. Так вскрываются плоды *костуса арабского* (C. arabicus) и *костуса колосистого* (C. spicatus), у которых после выпадения семян в пазухах прицветников торчат пустые трехкрылые колонки, перегородки плода.

Семена костусовых цилиндрические или овальные, длиной 2—4 мм, коричневые или черные, с белым или желтым неправильно расщепленным ариллусом. У семян димерокостуса ариллус маленький, подушковидный. Поверхность ариллуса покрыта волосками, благодаря которым семена одного гнезда сцепляются и выпадают одним пакетом. Разъединение семян происходит на земле при намокании, когда гигроскопичные волоски становятся скользкими. Прорастание у костусовых надземное. Проросток выносит над поверхностью почвы довольно крупную семядолю с остатками семени на кончике, который является всасывающим органом, поставляющим питательные вещества проростку из семени. К сожалению, неизвестны факты наблюдений в природе за способом распространения семян костусовых, но по характеру ариллуса можно предположить мирмекохорию. Нередко можно обнаружить сеянцы вокруг материнского растения.

Необычная красота костусов привлекла внимание садоводов. *Костус красивый* (C. speciosus), *костус длинноостроконечный* (C. cuspidatus или C. igneus, табл. 50, *4—5*) и другие виды выращивают в оранжереях ботанических садов. Некоторые виды костуса используют в местной народной медицине.

СЕМЕЙСТВО КАННОВЫЕ (CANNACEAE)

Американское семейство канновых включает лишь один род — *канна* (Canna, рис. 227, 228), насчитывающий около 50 видов, которые распространены главным образом в Центральной и

Южной Америке, на севере до Южной Каролины и Флориды, а к югу — до северных районов Чили и Аргентины.

Канны растут по открытым солнечным местам на влажных, богатых гумусом почвах, по берегам рек и ручьев, на приморских равнинах и в горных ущельях. *Канна Бриттона* (C. brittonii) встречается в Андах Боливии на высоте до 2000 м над уровнем моря, а *канна касатикоцветковая* (C. iridiflora) была найдена в Перуанских Андах на высоте 2700 м. Некоторые виды канны сопутствуют человеческому жилью, образуя заросли по помойкам и свалкам на богатых азотом почвах, например *канна лагунская* (C. lagunensis). Некоторые виды канн, такие, как *канна индейская* (C. indica, рис. 228), *канна низкая* (C. humilis) и другие, стали неистребимыми сорняками на тропических плантациях. В то же время виды с крупными красивыми цветками подверглись истреблению и стали редкими или, быть может, даже исчезнувшими. К ним относятся канна касатикоцветковая из Перу и *канна лилиецветковая* (C. liliiflora) из Панамы с белыми душистыми цветками; они плохо приживались в культуре и исчезли из коллекций ботанических садов.

Канны — многолетние травянистые растения с симподиально ветвящимися корневищами и крупными листьями, двурядно расположенными на укороченных стеблях. Длинные открытые влагалища охватывают друг друга и образуют ложные стебли нередко высотой 1,5—2 м. Некоторые виды, как, например, *канна красивая* (C. formosa), растущая в Бразилии и Венесуэле, не превышает в высоту 1 м, а *канна широколистная* (C. latifolia) достигает 4 м и имеет листья почти метровой длины и шириной около 30 см. Широколанцетные или продолговатые, заостренные на вершине листовые пластинки канн слегка асимметричны, у основания клиновидно сужены и постепенно переходят во влагалище. От крупной главной жилки под острым углом отходят многочисленные боковые жилки со слабым сигмовидным изгибом, сбегающие к краям. Благодаря антоциану листья канн иногда имеют красноватый или бронзовый оттенок, как у *канны Варшевича* (C. warscewicziana). У *канны сизой* (C. glauca) и некоторых других видов листья покрыты голубоватым восковым налетом или имеют войлочное опушение, как у *канны шерстистой* (C. lanuginosa), защищающее растения от палящего солнца и избыточного испарения влаги.

У большинства канн толстые, мясистые, иногда клубневидно утолщенные корневища, содержащие запас питательных веществ и воды. Чешуевидные листья, двурядно расположенные на них, довольно быстро отмирают. Они сохраняются дольше у видов с тонкими корневищами.

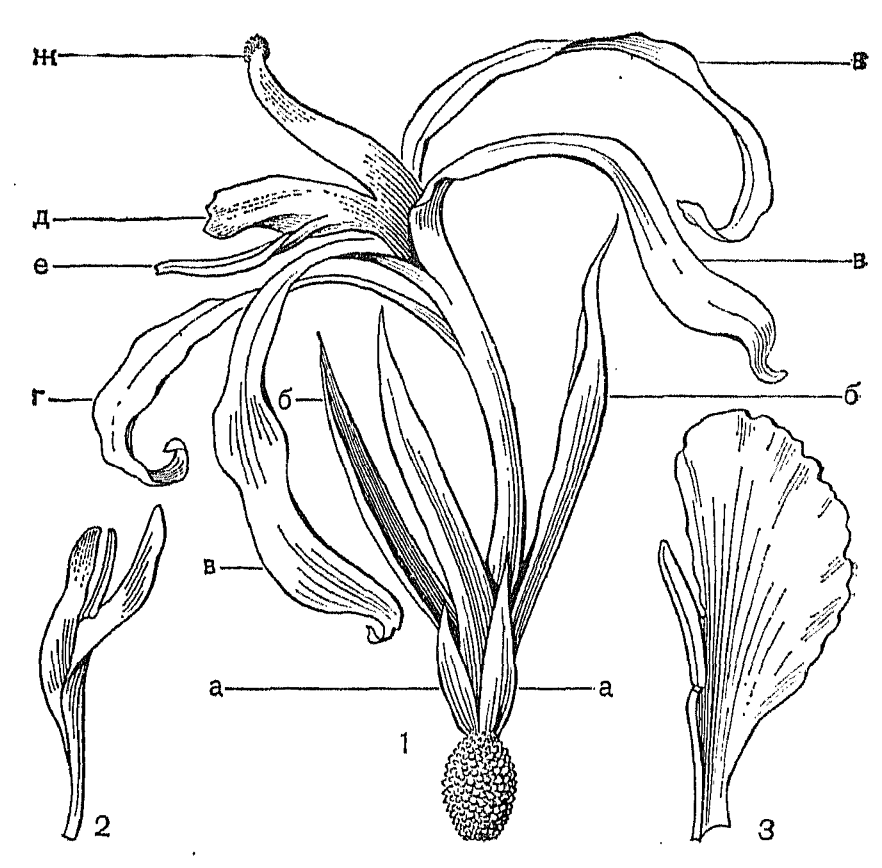


Рис. 227. Канновые.

К а н н а ф и о л е т о в а я (Canna violacea): *1* — цветок (*а* — чашелистики, *б* — лепестки, *в* — стаминодии, *г* — стаминодий — губа, *д* — тычинка, *е* — пыльник, *ж* — столбик с рыльцем). К а н н а м н о г о в е т в и с т а я (C. polyclada): *2* — столбик (слева) и тычинка с пыльником (справа). К а н н а п о в и с л а я (C. flaccida): *3* — тычинка с пыльником.

Сосуды только в корнях, обычно с простой перфорацией, иногда с лестничной перфорацией и немногими перекладинами.

Первый лист надземного стебля не имеет развитой пластинки и не несет пазушной почки. В пазухах последующих, полноценно развитых листьев закладываются почки. Из них первыми и наиболее интенсивно развиваются почки в пазухах 4-, 5- и 6-го листа, а за ними трогаются в рост почки 7-, 8- и 9-го листа. Развивающиеся почки образуют новые части корневищ с шестью междоузлиями и придаточными корнями. Первые 2—3 междоузлия растут горизонтально, затем точка роста приобретает вертикальное направление и переходит вскоре к формированию надземного стебля. Стебли садовых канн развивают всего около 10 листьев, и над последним листом появляется верхушечное соцветие.

Ось соцветия канн трехгранная и несет спирально расположенные кроющие листья, свернутые в виде влагалища, в котором развиваются парциальные соцветия — завитки. В завитке закладывается 3—5 цветков, но из них развиваются обычно только 2, в редких случаях —3, а у некоторых видов канны завиток редуцирован до одного цветка, и соцветие приобретает характер простого колоса. Такие соцветия характерны для *канны повислой* (C. flaccida), *канны геликониелистной* (C. heliconifolia) и других видов. У многих видов главная

ось соцветия ветвится. Боковые ветви, расположенные в пазухах крупных кроющих листьев, в свою очередь несут кроющие листья и парциальные соцветия. Нижняя боковая ветвь остается довольно короткой, а вторая превышает по длине главную ось, отклоняет ее в сторону и занимает ее место, принимая вертикальное положение. На боковой оси первого порядка могут образовываться ветви второго порядка. Среди них также вторая снизу имеет преимущественное развитие. У *канны многоветвистой* (C. polyclada, рис. 227, *2*) из Южной Бразилии соцветия образуют ветви четвертого порядка. Сильно ветвистые соцветия унаследовали некоторые сорта садовых канн.

Цветки канн резко асимметричны. Они обычно крупные, диаметром 4—8 см, яркие, желтые, оранжевые или красные, лишь немногие виды — канна лилиецветковая и канна Бриттона — имеют белые цветки. Цветки снабжены овальным или ланцетным прицветничком, обоеполые, трехчленные. Чашелистики неравной величины, свободные, черепитчато сложены в бутоне, зеленые или красноватые. Лепестки ланцетные, тоже неодинаковой величины, в нижней части срастаются и образуют трубку (рис. 227). У большинства видов канны главную роль в облике цветка играют лепестковидно измененные стерильные тычинки — стаминодии. Все члены андроцея в нижней части срастаются с трубкой околоцветника. Единственная фертильная тычинка принадлежит внутреннему кругу андроцея, она тоже имеет лепестковидное строение и при этом асимметрична, с одним пыльником, расположенным у края. Один из стаминодиев внутреннего круга сильно отогнут книзу и выполняет роль губы, служа посадочной площадкой для опыляющих насекомых. У семи видов, составляющих подрод *дистемон* (Distemon), к которому относится, например, *канна метельчатая* (C. paniculata), из членов андроцея в цветках присутствуют лишь тычинка и стаминодий — губа. У некоторых видов имеются еще два крупных и ярких лепестковидных стаминодия, как у *канны желтой* (C. lutea), канны шерстистой и др. Бо́льшая часть видов имеет еще один крупный, четвертый стаминодий, расположенный позади тычинки. К таким видам относятся канна сизая, канна индейская, канна повислая. От них унаследовали этот признак и садовые канны.

Гинецей у канн синкарпный из трех плодолистиков; завязь нижняя, трехгнездная, снаружи покрытая мелкими бородавчатыми выростами, с многочисленными анатропными семязачатками. Столбик канн совершенно необычного строения: он плоский, лентовидный, у основания в большей или меньшей степени сросшийся со стерильной частью лепестковидной тычинки,

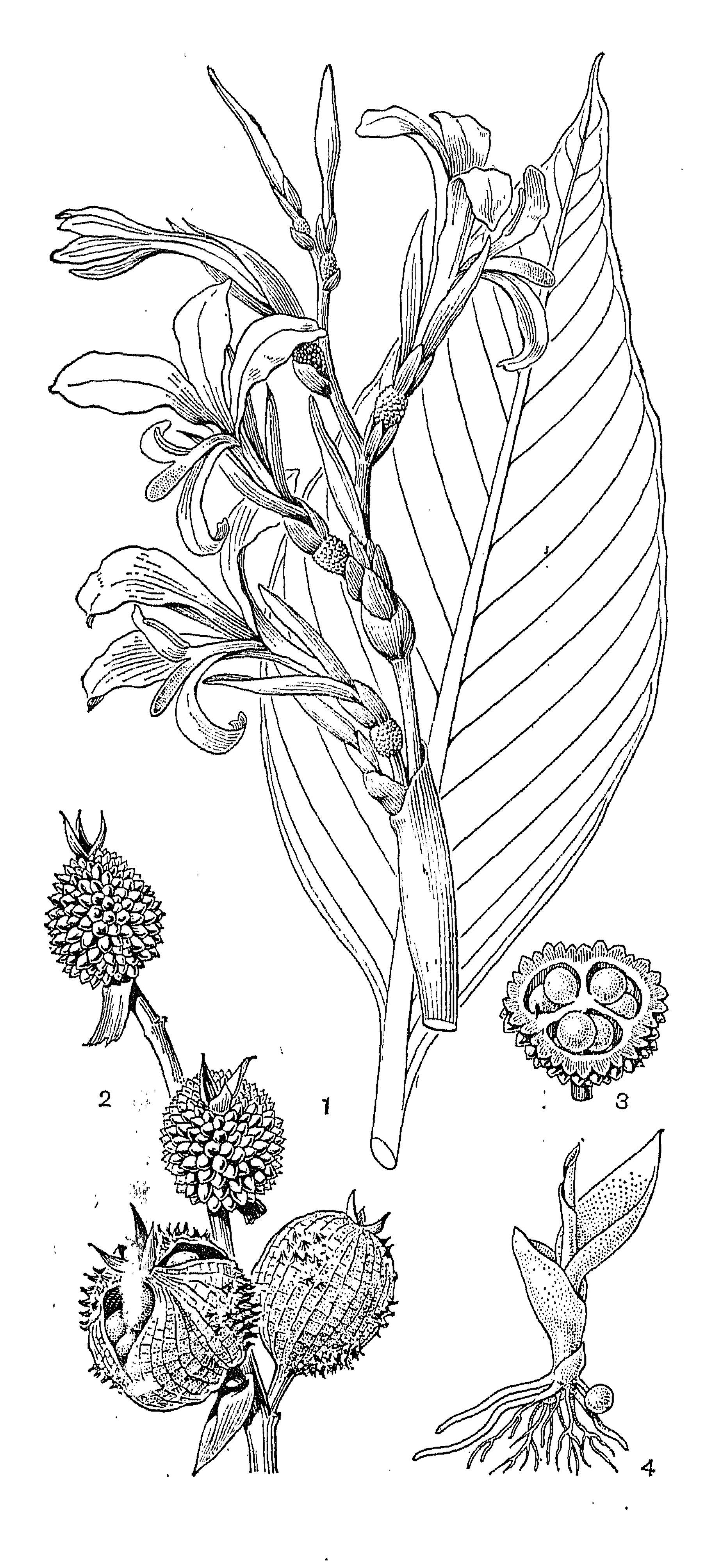


Рис. 228. Канна индейская (Canna indica):

1 — лист и соцветие; *2* — плоды; *3* — поперечный разрез плода; *4* — проросток.

также ярко окрашенный, и на первый взгляд его трудно выделить среди других лепестковидных органов цветка; лопасти рыльца в виде двух валиков выступают по верхнему краю столбика. Известный немецкий ботаник Карл Шуманн (1888), подробно изучавший представителей порядка имбирных, заметил в некоторых цветках канн полоску воспринимающей ткани и на наружном крае столбика. У основания столбика в цветках канн имеются отверстия септальных нектарников, погруженных в ткань завязи над перегородками. Нектар скапливается в трубке венчика.

Цветки канн раскрываются в 5—6 ч утра, только у канны повислой, произрастающей на юго-востоке США, цветение начинается в 19—20 ч. Порядок раскрытия цветков в соцветии подчинен определенной закономерности. У садовых канн ее проследила в своих наблюдениях сотрудница Никитского ботанического сада Г. Ф. Феофилова (1976). Цветение начинается на главной оси с нижнего цветка первого нижнего завитка. На второй день раскрывается нижний цветок второго завитка и так далее. Интервал между раскрытием цветков в пределах одного завитка обычно 4 дня, иногда он колеблется от 2 до 6 дней. Продолжительность цветения всего соцветия садовых канн в среднем 26 дней. Каждый цветок функционирует 2—3 дня. Цветки дикорастущих видов недолговечны, они цветут лишь несколько часов. Пыльники вскрываются продольно еще в бутоне, примерно за 35 ч до раскрытия цветка, и пыльца высыпается в пространство между тычинкой и лепестковидным столбиком. Пыльцевые зерна канны сферические, с безапертурной шиповатой оболочкой, окончательно дозревают уже в полости бутона. Рыльце готово к восприятию пыльцы уже в бутоне, примерно за 2 дня до раскрытия цветка. У большинства видов канны, в отличие от других представителей порядка имбирных, преобладает самоопыление, происходящее еще в бутоне. Особенно легко оно осуществляется у тех видов, у которых столбик и тычинка одинаковой длины и пыльца легко попадает на рыльце. Самоопыление играет решающую роль у канны повислой и канны касатикоцветковой, которые имеют повисающие цветки. У последнего вида столбик длиннее тычинки на 1,1 см, но в повисающем цветке рыльце оказывается ниже пыльника и легко опыляется своей пыльцой. Однако к строго самоопыляющимся растениям канны отнести нельзя. Наряду с самоопылением в их ярких, богатых нектаром цветках имеет место и перекрестное опыление. Чарлз Дарвин в работе «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире» (1878) подробно исследовал механизм опыления канны Варшевича и пришел к выводу, что она дает одинаково жизнеспособное потомство как при самоопылении, так и при перекрестном опылении.

Лишь немногие виды канны, как, например, канна широколистная, совсем не могут опыляться без помощи посредника, так как столбик у них длиннее тычинки и своя пыльца не попадает на рыльце. По наблюдениям индийских ботаников И. Мукхерджи и Т. Н. Кхошу, проведенным в 1970 г. в Лакхнау, в цветках садовых канн рыльце на 0,3—1,9 см выше пыльника и на изолированных соцветиях семена не завязываются. Цветки садовых канн опыляют главным образом пчелы, шмели, бабочки. Насекомые садятся на стаминодий, играющий роль губы, и пробираются за нектаром к основанию столбика, касаясь спинкой липкого рыльца и нанося на него пыльцу, принесенную с других цветков. Так же происходит и опыление цветков дикорастущих видов. Лишь в очень широко открывающихся цветках спинка насекомого не достает до рыльца. На желтые цветки канны повислой насекомые вообще не могут сесть, так как его органы не имеют тургора и повисают, словно увядшие. У некоторых видов яркие цветки с длинной и узкой трубкой посещают и птицы, пьющие из них нектар и, возможно, при этом тоже переносящие пыльцу. Вскоре после опыления части цветка увядают и опадают целиком, лишь чашелистики сохраняются на вершине развивающейся завязи.

Плоды канны — 3-гнездные локулицидные коробочки, овальные или цилиндрические, созревают в течение 30—40 дней. Характерные бородавчатые, сочные выросты, покрывающие плод, к концу высыхают и опадают, оболочка становится тонкой, и коробочки медленно растрескиваются в верхней трети или до половины, освобождая круглые, черные семена диаметром 6—10 мм, расположенные двумя вертикальными рядами в каждом гнезде. Вес семян довольно стабилен для каждого вида, так что семена канны Бриттона в Боливии служили некогда эталоном для взвешивания золота. Оболочка семян блестящая, необычайно твердая. Семена канн долго сохраняют всхожесть. Известен случай, когда через тридцать лет проросли семена *канны съедобной* (C. edulis), собранные исследователями флоры Южной Америки И. Руисом и Х. А. Павоном. Зародыш, окруженный тонким слоем эндосперма, лежит в белом и твердом перисперме и имеет несколько зачатков листьев. Прорастание у канн подземное.

Длительное сохранение всхожести семян, быстрое развитие корневищ и возможность вегетативного размножения — все эти факторы сыграли роль в распространении и натурализации некоторых видов канны во многих тропических странах.

Канны с древних времен культивировались индейцами тропической Америки из-за крахмалистых корневищ, используемых в пищу в печеном виде. Древним культурным растением является канна съедобная, называемая «ачирой». В Перу археологами найдены остатки корневищ в захоронениях, датируемых около 2500 г. до н. э. В настоящее время ачиру, канну широколистную, канну сизую и некоторые другие виды продолжают выращивать индейцы Южной Америки. Корневища канны съедобной содержат около 27% крахмала с очень крупными зернами, известного в торговле под названием «квинслендский аррорут». Стебли и листья идут на корм скоту. Кроме стран Латинской Америки, канну съедобную возделывают в Индии, Индонезии, Австралии, на Гавайских островах.

Голландские систематики В. Сегерен и П. Мас (1971) считают, что канна съедобная, по-видимому, представляет собой культурную форму канны индейской, и относят ее к этому виду, широко натурализовавшемуся в тропиках.

В качестве декоративного растения канна индейская была завезена в Европу португальскими мореплавателями в конце XVI в. В XVII в. в каталогах ботанических садов Парижа, Лейдена, Нюрнберга числится уже несколько видов канны. В середине XIX в. на юге Франции появились первые сорта декоративных канн, выведенные Теодором Анне путем скрещивания канны сизой и канны индейской. Впоследствии его сорта были вытеснены завоевавшими славу гибридами Пьера Крози, работавшего в Лионе. Он начал скрещивания канны Варшевича и канны повислой и в короткое время создал сложные гибриды с участием канны индейской и канны сизой, у которых цветки достигали в диаметре 10 см и напоминали по облику гладиолусы. Созданные Крози 180—200 сортов объединяют в сортотип «канн Крози» или под названием «садовые канны» (C. × generalis).

Следующим этапом в истории декоративных канн было создание так называемых орхидеевидных канн (C. × orchioides), созданных в Италии известным селекционером М. Шпренгером и действительно напоминающих цветки орхидеи каттлеи. В создании этих сортов использовались гибриды Крози, опылявшиеся пыльцой канны повислой. Среди орхидеевидных канн преобладают триплоиды, и многие из них стерильны, но зато их нежные цветки с гофрированными стаминодиями достигают в диаметре 16 см (сорт Индиана — Indiana) и даже 21 см (сорт Винтцер'с Колоссаль — Wintzer's Colossal).

В Россию канны были ввезены при Петре I и выращивались в оранжереях первых ботанических садов в Москве и Петербурге. Центром выращивания и селекции канн в нашей стране стал Никитский ботанический сад в Ялте. В настоящее время там выращивают богатую коллекцию видов и сортов канн; имеются сорта отечественной селекции.

СЕМЕЙСТВО МАРАНТОВЫЕ (MARANTACEAE)

Семейство марантовых, обнаруживающее черты наиболее высокой организации в порядке имбирных, объединяет около 30 родов и 400 видов, распространенных главным образом в тропической зоне всех континентов, за исключением Австралии. Немногие виды марантовых произрастают в субтропиках и лишь редко встречаются в зоне умеренно теплого климата. Особенно богата марантовыми флора Южной и Центральной Америки, включающая 11 родов этого семейства и среди них самый большой — *калатея* (Calathea, рис. 229, 230), который объединяет около 150 видов. Наиболее широкое распространение с севера на юг в западном полушарии обнаруживают виды рода *талия* (Thalia). *Талия беловатая* (T. dealbata) встречается в Техасе, Луизиане и юго-восточных штатах США до 37° с. ш., а *талия многоцветковая* (T. multiflora) достигает в Уругвае 33° ю. ш. *Талия коленчатая* (T. geniculata) растет на болотах Флориды, а к югу распространена до Аргентины; этот вид встречается и в Западной Африке. В Африке марантовые представлены главным образом эндемичными родами и преобладают во влажном тропическом климате западной части континента от Сьерра-Леоне на севере до Анголы на юге. В восточной части материка произрастают лишь немногие виды. На Мадагаскаре из марантовых встречаются лишь *галопегия Перрье* (Halopegia perrieri) и *ктенофриниум односторонний* (Ctenophrynium unilaterale), представляющий монотипный эндемичный род. В тропической Азии наибольшее число видов марантовых произрастает в лесах полуострова Малакка и на Яве, немногие виды встречаются в Индии и на острове Шри-Ланка. Среди них наиболее широкое распространение имеет *фриниум головчатый* (Phrynium capitatum), растущий в Индии, Бирме, Юго-Западном Китае и доходящий к югу до Явы. С этим видом по величине ареала могут соперничать лишь некоторые виды рода *донакс* (Donax), распространенные в Индии, Бирме, на полуостровах Индокитай и Малакка, на островах Малайского архипелага и Океании.

Марантовые — характерные обитатели тропических дождевых лесов, где они образуют нередко непроходимые заросли. Они часто встречаются на низких болотистых и даже затопляемых местах, по берегам водоемов, вдоль

рек и ручьев. *Шуманниантус вильчатый* (Schumannianthus dichotomus) произрастает в мангрове восточного полушария вместе с пальмой нипой или поселяется на рисовых полях. Некоторые марантовые обитают в районах с засушливым периодом в листопадных и полулистопадных лесах, переживая засуху в виде корневищ. К таким видам относятся, например, *калатея широколистная* (Calathea latifolia) и *калатея крупночашелистиковая* (C. macrosepala) из Южной Америки; последняя особенно засухоустойчива. Марантовые являются частыми обитателями вторичных формаций, образуя сплошные заросли на вырубках или в заброшенных ирригационных каналах. Большинство видов произрастает на высоте до 1000 м над уровнем моря, рекорд высотного распространения представляет *калатѐя Тимоти* (C. timothei), растущая по склонам Анд на высоте 2100 м.

Марантовые — многолетние травянистые растения с симподиально ветвящимися корневищами. Корневища их волокнистые и иногда жесткие, деревянистые, покрыты двурядно расположенными чешуевидными, нередко опушенными листьями. У некоторых видов корневища образуют направленные в глубь почвы утолщенные столоны, в которых запасаются вода и питательные вещества. Такие клубневидные столоны образует *маранта тростниковидная* (Maranta arundinacea, рис. 229, *5*). Многие виды маранты, калатеи, *саранты* (Saranthe) и других родов имеют клубневидно утолщенные корни. У калатеи крупночашелистиковой корневые клубни достигают в диаметре 6 см. У *маранты двуцветной* (M. bicolor, рис. 230, *4—6*) утолщено основание цветоносного стебля. Корневища марантовых обычно имеют короткие междоузлия, так что надземные побеги образуют густые куртины. Стебли марантовых большей частью хорошо развиты, симподиально ветвятся, иногда достигают большой высоты и становятся деревянистыми. Для марантовых характерно образование междоузлий, очень неравных по длине. Внизу стебель развивает обычно влагалищные листья на очень коротких междоузлиях, а междоузлие, несущее первый лист с развитой пластинкой, как правило, длиннее остальных. У видов донакса оно имеет длину около 3 м, а последующие междоузлия так коротки, что листья, собранные густым пучком, венчают его на вершине. Некоторые виды *строманты* (Stromanthe), *миросмы* (Myrosme) и других родов образуют над пучком сближенных листьев снова длинное междоузлие, несущее второй ярус густо собранных листьев. Виды африканских родов *гипселодельфис* (Hypselodelphis), *трахифриниум* (Trachyphrynium) и некоторые виды южноамериканского рода *исхносифон* (Ischnosiphon, рис. 230, *9*) имеют бамбуковидный габитус. Их стебли растут быстро в высоту, сохраняя почти одинаковый диаметр, на их утолщенных узлах имеются чешуевидные листья, которые вскоре опадают. Из пазушных почек развиваются симподиально ветвящиеся боковые побеги. Для марантовых характерно наличие предлиста в основании каждой ветви. Предлист имеет два килевидных продольных выступа на стороне, прижатой при развитии к главному стеблю. У видов гипселодельфиса предлистья достигают в длину 10 см; большей частью они мелкие, опадающие. После предлиста ветвь обычно несет влагалищный лист, а затем уже листья с развитой пластинкой. Ветви у марантовых отходят под определенным для каждого вида углом, образуя зигзаг или завиток. Такой характер ветвей способствует их закреплению на ветвях соседних кустарников и деревьев. Таким образом стебли *гипселодельфиса Ценкера* (H. zenkerianum), растущего в тропических лесах Западной Африки, поднимаются, цепляясь ветвями за окружающие деревья, на высоту до 10 м. Ветви и оси соцветий *хауманнии Данкельманна* (Haumannia dankelmanniana) оснащены крючковидно загнутыми колючками, которыми растение цепляется за листья и ветви деревьев и создает таким образом непроходимые заросли в лесах Западной Африки. Многие виды калатеи, маранты, фриниума и других родов имеют, напротив, очень короткий стебель с розеткой листьев. Число листьев, развиваемых на стеблях до образования соцветий, как правило, определенное у каждого вида. У некоторых марантовых оно сокращено до одного листа, обычно вертикально стоящего на длинном черешке. Такой габитус имеют виды африканских родов *мегафриниум* (Megaphrynium), *афрокалатея* (Afrocalathea) и *тауматококкус* (Thaumatococcus), единственный вид которого *тауматококкус Даниэля* (T. daniellii) имеет черешок листа длиной 2—3 м.

Листья марантовых расположены двурядно на стебле и имеют хорошо развитое незамкнутое влагалище, у некоторых видов с лигулой. На черешке листа около прикрепления пластинки всегда имеется особое утолщенное сочленение (лат. pulvinus), по наличию которого марантовые легко узнать в вегетативном состоянии. Проводящие пучки, разбросанные в тканях черешка, в области этого утолщения группируются в центре, а по периферии под хлорофиллоносной палисадной тканью располагается слой длинных радиально и косо направленных тонкостенных клеток с водянистым клеточным соком (рис. 229). Колебания тургора этих клеток вызывают изменение угла наклона листа. Такой механизм позволяет регулировать положение пластинки по отношению к свету и имеет большое биологическое значение для растений,

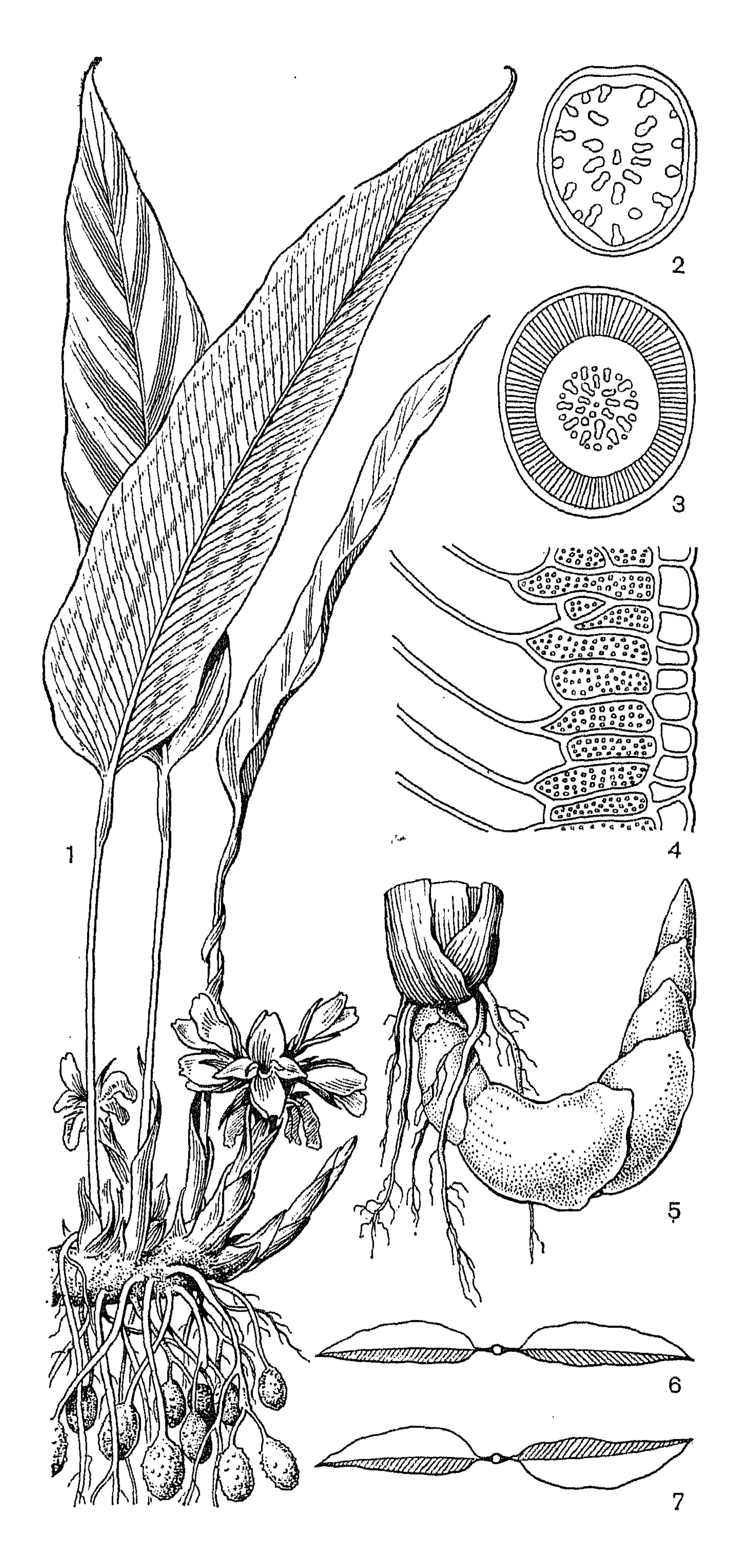


Рис. 229. Марантовые.

Калатея Баше (Calathea bachemiana): *1* — цветущее растение; *2* — поперечный разрез черешка; *3* — поперечный разрез утолщения на черешке; *4* — его продольный разрез. Маранта тростниковидная (Maranta arundinacea): *5* — корневище. Схема расположения листьев на междоузлии: *6* — антитропный тип; *7* — гомотропный тип.

живущих в густой тени под пологом тропического леса.

В течение суток листья марантовых совершают движения, улавливая солнечные лучи. Многие виды калатеи и маранты, в том числе известное комнатное растение *маранта беложилковатая* (M. leuconeura) из лесов Бразилии, вечером поднимают свои листья вверх и складывают их вместе, то же происходит и за несколько часов перед грозой. Таким образом эти растения предсказывают погоду. Пластинка листа марантовых овальная, продолговатая, ланцетная или почти линейная, с крупной центральной жилкой. Многочисленные боковые жилки слегка изогнуты и соединены через определенные интервалы характерными поперечными анастомозами. Как у всех представителей порядка имбирных, листья марантовых асимметричны в результате развития внутри трубки влагалища, которая стесняет рост наружной половины трубчато свернутого листа. У некоторых марантовых узкая наружная половинка листа имеет постоянное положение справа или слева от главной жилки. Такие листья, называемые гомотропными, преобладают у калатеи, маранты, исхносифона и других родов. У многих марантовых листья с левой узкой половинкой чередуются с листьями, у которых она расположена справа. Такие листья, называемые антитропными, характерны, например, для видов строманты и трахифриниума. Нижняя сторона листьев марантовых иногда окрашена в пурпурный или лиловатый цвет, а верхняя часто имеет пестрый рисунок за счет чередования темных и светлых полос или в виде темных пятен на светлом фоне. Пятнистость иногда сочетается с белыми или розовыми жилками, шелковистым блеском или бархатистой поверхностью эпидермы, клетки которой имеют прозрачные линзовидные утолщения оболочки, концентрирующие световые лучи. Темные пятна на листьях образуются за счет более высокого содержания пластид в клетках, белый цвет связан с образованием воздухоносных межклеточных пространств, а розовый и красный — с наличием антоциана в клетках. Иногда пестрая окраска присуща лишь ювенильным листьям, а взрослые растения развивают однотонные зеленые листья. Характер пестрого рисунка является систематическим признаком, позволяющим определить вид или его разновидность. Листья некоторых марантовых покрыты восковым налетом, как, например, у талии беловатой. Особенно обильный восковой налет на нижней, абаксиальной стороне имеют огромные, полутораметровой длины листья *калатеи желтой* (C. lutea), растущей по болотистым местам в Центральной Америке и на островах Карибского моря.

Марантовые нередко имеют опушение из одноклеточных волосков с погруженным основанием. В корнях, а иногда и в стеблях и изредка в листьях марантовых имеются сосуды с простой или лестничной перфорацией.

Многие марантовые зацветают в первый год жизни, но отдельные лесные виды цветут исключительно редко. Соцветия марантовых занимают верхушечное положение на облиственных стеблях или на специализированных безлистных цветоносах, вырастающих от корневища. Как правило, марантовые имеют сложные соцветия, состоящие из нескольких элементарных соцветий, которые представляют собой колосовидный тирс с двурядно расположенными кроющими листьями. У некоторых видов калатеи кроющие листья располагаются тесной спиралью, в компактных соцветиях головчатого типа. Кроющие листья зеленые или ярко окрашены, и в этом случае они, несомненно, играют роль в привлечении опылителей. Кроющие листья обычно ладьевидно сложены и содержат в пазухах парциальные соцветия, которые представляют серповидную серию последовательно развивающихся монохазиев. У калатеи в парциальном соцветии может развиваться от 4 до 13 монохазиев, а у *исхносифона неравностороннего* (Ischnosiphon obliquus) их число достигает 17. В то же время у южноамериканского рода *монофилланта* (Monophyllanthe) и некоторых видов саранты парциальное соцветие состоит лишь из одного монохазия. В основании монохазий несет обычно двухкилевой или трехкилевой предлист, два цветка монохазия зеркально-симметричны. Монохазий марантовых, по-видимому, является результатом редукции до двух цветков многоцветкового завитка, столь характерного для всего порядка имбирных. У видов южноамериканского рода строманта можно заметить рудимент третьего цветка, иногда третий цветок бывает хорошо развит. У *монотагмы* (Monotagma) и *монофринимума* (Monophrynium) произошла редукция монохазия до одного цветка, причем монотагма имеет парциальное соцветие из 3 или 4 редуцированных монохазиев, а у монофриниума в пазухе кроющего листа находится единственный цветок. В зависимости от длины осей и цветоножек тирс может быть компактным колосовидным или даже головчатого облика, а может иметь и рыхлую кистевидную структуру. У многих марантовых главная ось соцветия симподиально ветвится, благодаря чему образуются сложные соцветия с многими тирсами, венчающими каждую ветвь. В соцветиях марантовых часто имеются прицветники, обычно они пленчатые, слабо окрашенные, у многих видов они быстро опадают. Прицветнички, имеющиеся у многих марантовых, обыч-



Рис. 230. Марантовые

Соцветия: *1* — калатея Глазиова (Calathea glaziovii); *2* — саранта Риделя (Saranthe riedeliana); *3* — калатея головчатая (Calathea capitata). Маранта двуцветная (Maranta bicolor): *4* — цветок; *5* — раскрытый цветок; *6* — капюшоновидный стаминодий (слева) и тычинка (справа). Хаумания Данкельманна (Haumannia dankelmanniana): *7* — плод. Калатея крупноцветковая (Calathea grandiflora): *8* — семя. Исхносифон неравносторонний (Ischnosiphon obliquus): *9* — раскрывшийся плод с одним семенем.

но маленькие, пленчатые, а у цветков некоторых видов калатеи, *фацелофриниума* (Phacelophrynium) и исхносифона они нитевидные, булавовидно утолщенные на конце и, видимо, играют роль амортизаторов для нежных структур цветка, зажатых жесткими кроющими листьями. На прицветничках *калатеи портобельской* (C. portobelensis) имеются внецветковые нектарные желёзки, привлекающие в соцветия многочисленных муравьев.

Цветки марантовых обоеполые и, так же как у канновых, асимметричные. Чашелистики обычно свободные, а лепестки у основания срастаются в трубку. Лепестки неравные по величине (адаксиальный лепесток крупнее остальных и несколько вогнут), большей частью белые или кремовые, редко розовые или голубые. Из двух кругов андроцея у марантовых полностью развит лишь внутренний. Так же как у канновых, все тычинки их имеют лепестковидное строение и срастаются с трубкой венчика у зева. Фертильна лишь одна тычинка, несущая сбоку лепестковидной нити только одно гнездо пыльника. Стаминодий, который у канновых играет роль губы, у марантовых довольно короткий, упругий, с двумя утолщенными участками, за что получил название мозолистого стаминодия. Другой стаминодий внутреннего круга имеет капюшонообразное строение и в бутоне охватывает столбик и прижатую к нему тычинку. Один край его имеет крючковидный вырост, играющий важную роль в специализированном механизме опыления марантовых. В наружном круге андроцея марантовых всегда отсутствует передний, абаксиальный член и развиты обычно один или два лепестковидных стаминодия. В цветках тауматококкуса, некоторых видов калатеи, строманты и других родов стаминодии наружного круга не развиты совсем.

Единственная половина пыльника марантовых вскрывается продольно еще в бутоне. Пыльцевые зерна гладкие, с безапертурной оболочкой. Гинецей из 3 плодолистиков, синкарпный; завязь нижняя, 3- или 1-гнездная за счет недоразвития двух гнезд. В каждом гнезде почти базально расположен единственный анатропный или кампилотропный семязачаток. В тканях завязи над перегородками всегда имеются крупные овальные нектарные желёзки, открывающиеся у основания столбика. Нектар накапливается в нижней части трубки венчика, которая прикрыта иногда волосками опушения. Столбик короткий, довольно толстый, изогнут на вершине так, что рыльце, находящееся в воронковидном углублении, направлено несколько вниз и в сторону от тычинки, и пыльца своего пыльника на него не попадает, а высыпается в особое углубление над рыльцем. Клейкие выделения клеток, выстилающих края углубления, не дают пыльце высыпаться в полость бутона. В бутоне лепестки спирально свернуты, а крючковидный столбик приподнят, несколько выпрямлен краем капюшоновидного стаминодия и находится в напряжении.

Цветки марантовых опыляют мелкие виды пчел. Американский ученый Элен Кеннеди (1978), изучающая марантовые в природе, наблюдала на их цветках пчел из родов эвглосса (Euglossa) и эвлема (Eulaema). Пчела обычно садится на стаминодии наружного круга и по мозолистому стаминодию, как по желобу, вводит свой хоботок в цветочную трубку. На пути насекомого, пробирающегося за нектаром, словно взведенный курок, стоит крючковидный вырост капюшоновидного стаминодия. Толчок по этому триггерному устройству отодвигает этот стаминодий, приподнятый столбик освобождается и, сгибаясь, хлопает рыльцем по насекомому, забирает имеющуюся на нем пыльцу, принесенную с других цветков, и одновременно стряхивает на него свою пыльцу. По К. Фегри и Л. Ван-дер-Пэйлу (1966), в цветках калатеи, исхносифона и монотагмы пыльца высыпается точно в ямку у основания хоботка, где пчела ее не достает, когда чистится. Виды пчел с длинными хоботками, а также колибри иногда «грабят» нектар в цветках калатеи, не трогая крючковидного выроста и не приводя в действие механизм опыления. Э. Кеннеди удалось проследить узкоспециализированные связи видов калатеи с видами опылителей. Например, крупные цветки *калатеи Донелл — Смита* (Calathea donell — smithii) опыляет пчела эвлема мериана (Eulaema meriana), а в более мелких цветках с короткой трубкой она пьет нектар, не опыляя их. Среди видов калатеи подрода *псевдофриниум* (Pseudophrynium) Э. Кеннеди обнаружила довольно обширную группу с неоткрывающимися цветками, в которых, однако, не происходит самоопыления. Их насильственно открывают и опыляют пчелы эвлемы. Пчела жует кончик бутона, чтобы разъединить лепестки, а затем головкой поднимает медианный лепесток и пробирается в цветок. Немногие виды калатеи имеют настоящие клейстогамные цветки, к таким относится *калатея панамская* (Calathea panamensis). Несколько видов калатеи имеют красные кроющие листья соцветий и желтые цветки, например *калатея боковая* (C. lateralis), растущая в Андах Колумбии и Перу. Сочетание красного цвета с желтым характерно для птицеопыляемых соцветий геликоний и некоторых бромелиевых. Э. Кеннеди (1977) высказывает предположение о возможном переходе к опылению птицами у калатеи. Крючковидный вырост на капюшоновидном стаминодии у этих видов редуцирован, и обычный для

марантовых механизм опыления действовать не может.

Плоды марантовых — трехгнездные или одногнездные локулицидные коробочки или односемянные орешковидные или ягодообразные. У видов галопегии два гнезда завязи остаются стерильными и оболочка единственного семени полностью срастается с оболочкой плода, образуя семянку. Виды *саркофриниума* (Sarcophrynium) и тауматококкуса Даниэля, растущие в тропической Африке, имеют сочные плоды с желеобразным эндокарпием, у последнего — очень сладкие, их охотно поедают обезьяны и другие животные. Плоды *донакса канновидного* (Donax cannaeformis), обитающего по морским побережьям Малайзии, Малайского архипелага и Новой Гвинеи, легко плавают в воде благодаря пробкообразному эндокарпию и разносятся течениями.

Семена марантовых большей частью имеют ариллус, микропиле на семени закрыто круглой крышечкой, которую выталкивает корень зародыша при прорастании. Зародыш сильно изогнут и окружен обильным периспермом. Ариллус, несомненно, играет роль в раскрытии коробочек. У некоторых видов калатеи, *стахифриниума* (Stachyphrynium) и других родов ариллус имеет выросты, которые в сухом плоде сложены компактно, а набухая, распрямляются и, словно пружины, раскрывают плод. У марантовых с нераскрывающимися плодами семена обычно без ариллуса. Ариллус имеет биологическое значение и для распространения семян. Полевые наблюдения и эксперименты американских биологов К. Хорвица и А. Битти (1980), проведенные в тропических лесах на юге Мексики, убедительно доказывают участие муравьев, питающихся ариллусами калатеи, в распространении ее семян. Немалую роль в распространении семян марантовых играют небольшие птицы, живущие в подлесках влажных тропических лесов. Семена видов талии, живущих по берегам водоемов, нередко поедают утки. Семена марантовых обладают способностью покоиться, сохраняя жизнеспособность. По наблюдениям Э. Кеннеди (1978), семена видов калатеи, произрастающих в районах с засушливым периодом, не прорастают до начала новых дождей.

Семейство марантовых делится на две трибы: *фриниевых* (Phrynieae) и *марантовых* (Maranteae). Для фриниевых характерна 3-гнездная завязь, но у видов фриниума не развит иногда один семязачаток, а у фриниума мелкоцветкового и видов галопегии недоразвитыми остаются два гнезда завязи. Триба марантовых характеризуется развитием лишь одного — переднего, абаксиального гнезда завязи.

К семейству марантовых принадлежит одно из древних культурных растений — *маранта тростниковидная*, или вест-индский *аррорут* (Maranta arundinacea, рис. 229, *5*). Ее веретеновидно утолщенные корневища используются как источник крахмала, который является ценным диетическим продуктом. Маранта тростниковидная произрастает в тропических лесах Южной Америки и культивируется повсюду в тропиках. Как заменитель аррорута в Гвинее выращивают *маранту арума* (M. arouma). Стебли видов донакса и некоторых других марантовых расщепляют и используют для плетения корзин и других изделий. Пестролистные виды калатеи и маранты выращивают как декоративные растения в оранжереях и комнатах.

ПОДКЛАСС АРЕЦИДЫ (ARECIDAE)

Подкласс арециды представляет собой третью ветвь однодольных. Это очень древняя линия эволюции, характеризующаяся большим морфологическим и экологическим своеобразием. Наряду с очень большим разнообразием травянистых форм, среди которых много эпифитов и лиан, а также водных растений, имеется много вторичнодревовидных растений.

Преобладание вторичнодревовидных, точнее пальмовидных, форм с крупными листьями и явственными черешками является одной из наиболее характерных особенностей арецид. В процессе эволюции арецид происходила постепенная редукция цветка, что компенсировалось возникновением очень специализированных сложных соцветий, обычно снабженных сильно развитым кроющим листом.

В подклассе арециды 5 порядков, объединяемых в 2 надпорядка.

Арециды имеют общее происхождение с лилиидами и алисматидами. Все три подкласса однодольных произошли от гипотетического вымершего предка, который, по всей вероятности, был многолетней корневищной травой, еще лишенной сосудов. Цветки имели спиральное расположение частей и были лишены нектарников.

Пыльцевые зерна были 2-клеточные и однобороздные, а гинецей был апокарпный и состоял из примитивных кондупликатных плодолистиков.

Надпорядок 1. Пальмовые (Arecanae)

Порядок 1. Пальмы (Arecales). Более или менее древовидные растения, большей частью характеризующиеся хорошо развитым прямым колонновидным стволом. Листья большие, ясно расчлененные на черешок и пластинку. Сосуды во всех органах. Цветки обычно в более или менее разветвленных бокоцветных соцветиях, мелкие, обоеполые или чаще однополые, актиноморфные или слабозигоморфные, 3-членные, энтомофильные или анемофильные. Септальные нектарники обычно развиты. Околоцветник в 2 кругах или, реже, спиральный, свободнолистный или частично сростнолистный, редко отсутствует или рудиментарный. Тычинок обычно 6 в 2 кругах, но иногда меньше или больше. Пыльцевые зерна 2-клеточные, однобороздные (с простой или трехлучевой бороздой) или, реже, с 2 дистальными бороздами, иногда 1—3-поровые. Гинецей обычно состоит из 3 плодолистиков (иногда их до 7—10 или только 1), апокарпный или гораздо чаще синкарпный, иногда псевдомономерный; в каждом плодолистике или в каждом гнезде завязи обычно по 1 семязачатку. Семязачатки анатропные или иногда гемитропные, кампилотропные или ортотропные, битегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Плоды — сухие или мясистые костянки или, реже, ягодообразные. Семена с обильным эндоспермом и очень маленьким зародышем.

Семейство пальмы.

Порядок 2. Циклантовые (Cyclanthales). Стоит близко к пальмам и имеет общее с ними происхождение. Пальмовидные многолетние травы, иногда кустарниковидные растения, лианы, лазающие при помощи придаточных корней, нередко полуэпифиты. Листья цельные, веерные, или 2-лопастные, или 2-раздельные. Сосуды во всех органах.

Цветки мелкие, очень редуцированные, однополые, без околоцветника или только с рудиментарным околоцветником, собраны в густые пазушные початки, которые в молодости окружены двумя или больше покрывалами. Тычинок от 4 до многочисленных, у основания сросшихся. Пыльцевые зерна 2-клеточные, однобороздные.

Гинецей паракарпный, из 4 плодолистиков, чередующихся со стаминодиями, завязь свободная или погружена в ось соцветия, с многочисленными семязачатками.

Семязачатки анатропные, битегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм гелобиальный. Плоды сочные, свободные или сросшиеся. Семена с обильным эндоспермом и маленьким зародышем.

Семейство циклантовые.

Порядок 3. Пандановые (Pandanales). Стоит близко к циклантовым и имеет общее с ними происхождение. Более или менее древовидные растения, иногда лианы. Листья цельные, жесткие. Сосуды во всех органах.

Цветки собраны в метельчатые соцветия или, чаще, в густые початки, заключенные в молодости в кроющие листья, двудомные, очень сильно редуцированные, без околоцветника или с рудиментарным околоцветником, обычно анемофильные.

Тычинки многочисленные. Пыльцевые зерна 2-клеточные, одноапертурные. Гинецей паракарпный, из многих или нескольких плодолистиков, иногда псевдомономерный, с 1 — многими семязачатками. Семязачатки анатропные, битегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный.

Плоды ягодообразные, или многогнездные костянки, или же более или менее деревянистые, образуют соплодие. Семена мелкие, с мясистым маслянистым эндоспермом и маленьким зародышем.

Семейство пандановые.

Порядок 4. Рогозовые (Typhales). Стоит очень близко к пандановым и имеет общее с ними происхождение. Корневищные травы с цельными продолговато-линейными листьями. Сосуды во всех органах.

Цветки мелкие, однополые, собранные в шаровидные соцветия или цилиндрические початки, анемофильные.

Околоцветник редуцирован, сведен к мелким пленчатым лопастным чешуйкам или тонким членистым щетинкам.

Тычинок большей частью 3, реже меньше или больше, свободных или более или менее сросшихся.

Пыльцевые зерна 2-клеточные, с одной поровидной апертурой.

Гинецей псевдомономерный, с 1 висячим семязачатком. Семязачатки анатропные, битегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм ядерный.

Плод сухой, нераскрывающийся. Семя с обильным мучнистым эндоспермом, окружающим прямой зародыш.

Семейство рогозовые.

Надпорядок 2. Аронниковые (Aranae)

Порядок 5. Аронниковые (Arales). По всей вероятности, имеет общее происхождение с пальмами и циклантовыми от предков арецид. Надземные или болотные травы, нередко с более или менее деревянистым стеблем, иногда лианы и эпифиты, реже водные. Листья в большинстве случаев с черешками, цельные или более или менее расчлененные. Сосуды только в корнях.

Цветки очень мелкие и редуцированные, обоеполые или однополые, собранные в початки, прикрытые обычно кроющим листом — покрывалом, которое иногда окрашено и производит впечатление околоцветника.

Околоцветник в обоеполых цветках развит, обычно из 6 или 4 сегментов в 2 кругах, свободных или сросшихся, в однополых же цветках в огромном большинстве случаев отсутствует. Тычинок 6 или 4 или меньше (3—1), редко 8; пыльники раскрываются порами или щелями. Пыльцевые зерна 2-клеточные или реже 3-клеточные, однобороздные, однопоровые, безапертурные и других типов.

Гинецей обычно из 3 плодолистиков, синкарпный, иногда псевдомономерный, с 1 — многими семязачатками в каждом гнезде. Семязачатки анатропные, гемитропные или иногда ортотропные, битегмальные, крассинуцеллятные. Эндосперм целлюлярный. Плод обычно ягода, редко сухой и неправильно раскрывающийся. Семена большей частью с обильным эндоспермом.

Семейства: аронниковые и рясковые.

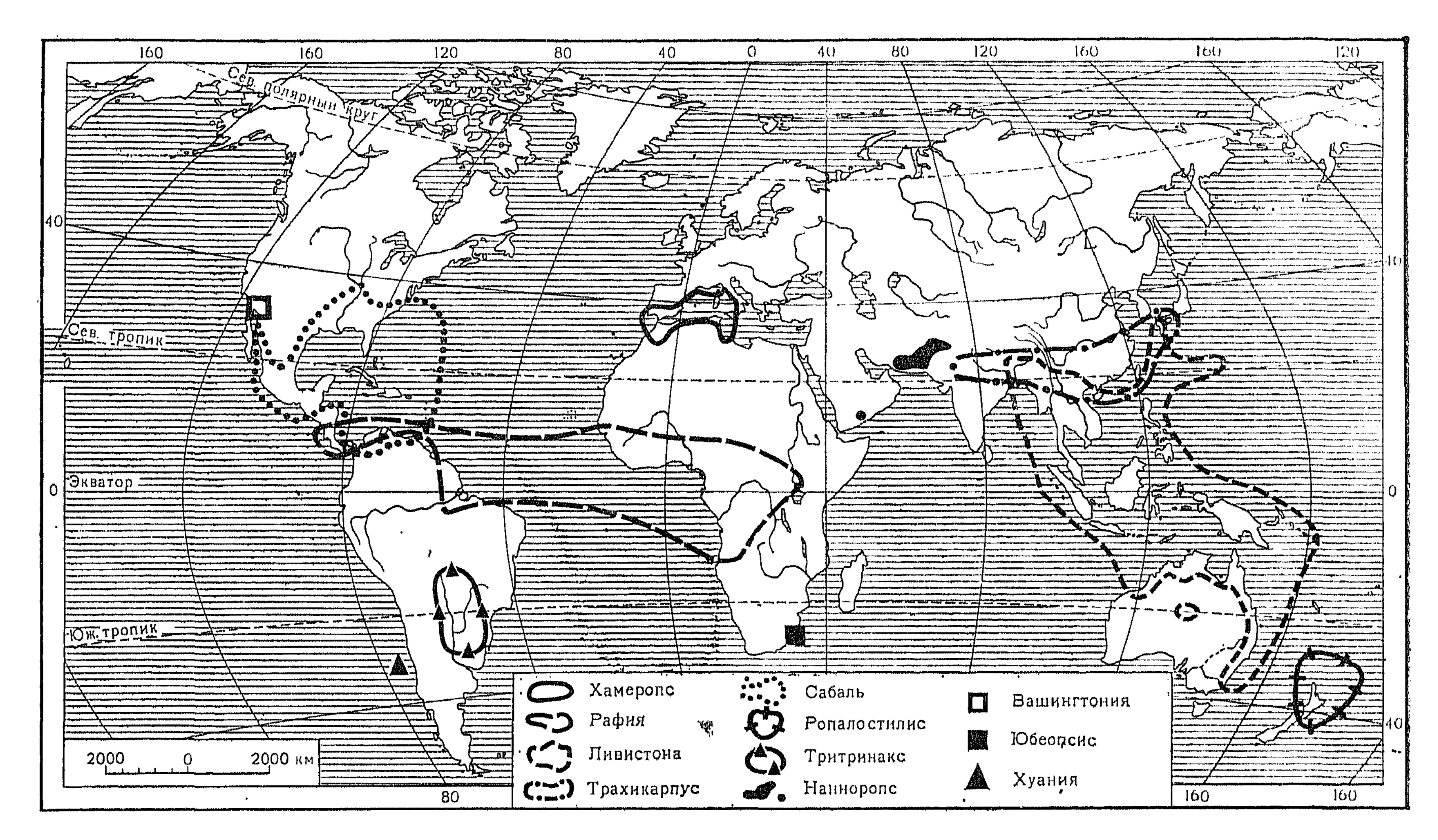
ПОРЯДОК ПАЛЬМЫ (ARECALES)

СЕМЕЙСТВО АРЕКОВЫЕ, ИЛИ ПАЛЬМЫ (ARECACEAE, ИЛИ PALMAE)

Пальмы — одно из крупнейших семейств цветковых растений — насчитывает около 210 родов и 2780 видов (Г. Мур, 1973), а по некоторым данным — до 240 родов и около 3400 видов. Пальмы широко распространены главным образом в тропических и субтропических странах всего земного шара, но особенно богато представлены в Юго-Восточной Азии и в тропической Южной Америке; во внетропических областях встречаются лишь немногие виды (карта 13). Дальше всех на север (почти до 44° с. ш.) заходит *хамеропс приземистый* (Chamaerops humilis), распространенный в Средиземноморье от Южной Португалии до Мальты, а также в Северной Африке. На острове Крит растет *финиковая пальма Теофраста* (Phoenix theophrasti). В аридных районах Афганистана встречается *нанноропс Ритчи*, или *пальма мазари* (Nannorrhops ritchiana), ареал которой простирается далее в Пакистан, Юго-Восточный Иран и Южную Аравию. *Трахикарпус Форчуна* (Trachycarpus fortunei) достигает 35° с. ш. в Корее и Японии. Эта одна из самых холодостойких пальм известна в культуре в Шотландии. Другой вид рода — *трахикарпус такильский* (T. takil) произрастает в Западных Гималаях на высоте почти 2400 м над уровнем моря, где снег покрывает землю с ноября по апрель. Род *ливистона* (Livistona) заходит в Южную Японию и в Восточную Австралию (до 37° ю. ш.). Самая северная из американских пальм, произрастающая на юго-востоке США,— *сабаль малый* (Sabal minor) — встречается в штате Северная Каролина, а на Тихоокеанском побережье в оазисах пустынь Южной Калифорнии и Западной Аризоны растет *вашингтония нитеносная* (Washingtonia filifera). Граница распространения семейства в южном полушарии проходит через острова Хуан-Фернандес — остров Робинзон-Крузо (*хуания южная* — Juania australis) и прибрежные районы Центрального Чили, Юго-Восточную Африку, а также Новую Зеландию и остров Чатем.

Пальмы — характерные компоненты многих тропических экосистем. Они встречаются в разнообразных местообитаниях — от морских побережий и мангровых зарослей до склонов высокогорий, от болот и заболоченных лесов до саванн и оазисов жарких пустынь, в низинных и горных дождевых лесах и даже в листопадных лесах тепло-умеренных областей. Однако именно в тропическом климате пальмы находят наиболее благоприятные условия для своего роста. Большинство пальм предпочитает влажные и тенистые местообитания — вдоль рек и ручьев, у выходов подземных вод, в низинах, периодически затопляемых после обильных дождей или заливаемых водами приливов, в болотах, где они часто образуют обширные, почти чистые заросли. Большинство пальм произрастает на влажных и жарких низменностях, а в горах обычно на небольших или средних высотах, однако некоторые поднимаются высоко в горы. К числу последних принадлежит род *цероксилон*, или *восковая пальма* (Ceroxylon), который встречается в Андах Южной Америки в поясе туманов. Так, *цероксилон киндьоский* (C. quindiuense) найден в Колумбии на высоте почти 3000 м, а *цероксилон полезный* (C. utile) поднимается на высоту 4100 м над уровнем моря на вулкане Чилес, встречаясь вблизи границы вечного снега. Некоторые пальмы, например *кокосовая пальма* (Cocos nucifera) или виды *тринакса* (Thrinax) и *псевдофеникса* (Pseudophoenix) в Карибской области,— постоянные обитатели морских побережий. Они устойчивы к ураганным ветрам, соленым морским брызгам, затоплению морской водой, по крайней мере в течение короткого периода времени. Пальмы часто растут в болотистых прибрежных лесах и на болотах, по внутреннему краю мангровых зарослей, в эстуариях и на низких, заливаемых приливами берегах рек.

Виды *вашингтонии* (Washingtonia), *финиковая пальма* (Phoenix dactylifera) и некоторые другие пальмы — превосходные индикаторы почвенной влаги в аридных, крайне засушливых районах, так как встречаются лишь в тех местах, где имеется источник воды — родник, ручей или же неглубоко залегающий водоносный слой. Финиковая пальма великолепно растет в оазисах Сахары и Ливийской пустыни, в Алжире, Аравии и Южном Иране. Сильная жара, крайняя сухость воздуха, отсутствие осадков и даже знойные ветры, обычные в пустынях,— идеальные условия для культивирования финиковой пальмы. При этом она не является ксерофитом, так как приурочена исключительно к оазисам. Арабская поговорка гласит: «Царица оазиса купает свои ноги в воде, а прекрасную голову в огне солнца». Финиковая пальма способна переносить и относительно низкие температуры. Она растет в районах, где абсолютные минимумы температуры почти ежегодно — 9...—10 °С, а в отдельные годы в некоторых оазисах Сахары даже —12...—14 °С. Финиковая пальма чувствует себя почти одинаково хорошо и на сыпучих песках Сахары и Аравийской пустыни, и на крайне тяжелых глинах Иракского междуречья, и на каменистых почвах Южного Ирана. Особенно порази-



Карта 13. Ареалы некоторых родов семейства пальм.

тельна ее выносливость к засоленности почвы. Она растет иногда на солончаках, где почва летом сплошь покрывается белым выцветом соли.

Пальмы являются главными компонентами пальмовых саванн в тропической Африке (например, пальма *делеб*, или *борассус эфиопский* — Borassus aethiopum и виды *гифены* — Hyphaene) и в тропической Америке (виды *сабаля* — Sabal, *коперниции* — Copernicia и др.). Палящий зной и ветры настолько сильно иссушают почву, что лишь немногие растения способны выживать. Пальмы же переносят и длительное затопление, и долгий сухой сезон без видимых повреждений. Пальмы, обитающие в саваннах, а также в сухих сосновых лесах (например, *серенoa ползучая* — Serenoa repens), удивительно устойчивы к пожарам благодаря отсутствию камбия. Неопадающие основания листьев в нижней части стебля у *карнаубы* (Copernicia prunifera) образуют слой, защищающий растения от повреждения огнем, а также могут функционировать как водозапасающая ткань. У ряда пальм, например у борассуса, проросток зарывается в землю благодаря сильному удлинению семядоли.

Пальмам присущ характерный облик, позволяющий почти безошибочно отличить их от всех других растений. Обычно они имеют хорошо развитый, прямой, неветвящийся одревесневший стебель с кроной крупных веерных или перистых листьев на вершине. Существует несколько форм роста пальм. При сохранении единства плана строения внешний облик пальм необычайно разнообразен. Их стебли могут быть наклоненными или лазающими, ползучими и подземными или распростертыми на поверхности земли. Наряду с наиболее распространенными древовидными формами имеются лианы, а также кустарниковидные и так называемые «бесстебельные» пальмы, у которых надземный стебель сильно укорочен или полностью отсутствует и над землей возвышаются только листья (рис. 231). Однако большинство пальм — древовидные растения с высоким стройным колонновидным стволом (точнее, стволовидным одревесневшим стеблем), как виды вашингтонии или *корифы* (Corypha), поражающие своим величественным обликом и исключительной правильностью пропорций. Их высота может достигать 60 м, как у восковой пальмы цероксилона киндьоского, а диаметр — почти 1 м, как у чилийской *винной пальмы* (Jubaea chilensis), которую за ее размеры называют также слоновой (табл. 57, *4*). Другие низкорослые пальмы с похожими на бамбук или тростник тонкими стеблями и вытянутыми междоузлиями напоминают миниатюрные деревца или кустарники. Карликовые пальмы бывают не более полуметра

высотой и толщиной с карандаш (некоторые виды *рейнхардтии* — Reinhardtia из тропической Америки), а крошечная *игуанура пальмочковая* (Iguanura palmuncula) с острова Калимантан и *сиагрус карликовый* (Syagrus lilliputiana) — истинное сокровище парагвайской флоры — ростом не превышают 10 см, напоминая больше травы; они составляют разительный контраст с величественными «принцами растительного мира», как назвал пальмы Карл Линней.

Необычный для пальм облик имеют египетская *дум-пальма*, или *гифена фивийская* (Hyphaene thebaica) и некоторые другие виды индо-африканского рода гифена: стебли их обычно дихотомически ветвятся, придавая растениям характерный вид (табл. 54, *4*, рис. 231). Дихотомия известна также и у других представителей семейства, например у южноафриканского *юбеопсиса кафрского* (Jubaeopsis caffra), пальмы мазари и *нипы кустистой*, или *мангровой пальмы* (Nypa fruticans). В семействе пальм дихотомия, очевидно, вторична. Ветвление ползучих побегов, не связанное с дихотомией, обычно у американской пальмы *сереноа* (Serenoa). Отдельные случаи ветвления у *хризалидокарпуса желтоватого* (Chrysalidocarpus lutescens) и некоторых других пальм, вероятно, связаны с повреждением верхушечной почки. У ряда крупных пальм стволы бутылевидно или бочонковидно вздутые. Примером могут служить эндемики Маскаренских островов *гиофорба бутылочная* (Hyophorbe lagenicaulis, табл. 56, *2*), *гиофорба горькостебельная* (H. amaricaulis) и знаменитая *барригона* (Colpothrinax wrightii), произрастающая в песчаных саваннах Западной Кубы и острова Хувентуд (табл. 53, *1*). Ее ствол в средней части бочонковидно расширен, и при взгляде на него невольно напрашивается сравнение с анакондой, проглотившей свою добычу. У африканской пальмы делеб может быть два или даже три следующих друг за другом расширения ствола в средней части. Причины возникновения подобных расширений ствола и их биологическое значение пока не вполне ясны. Стебель *псевдофеникса винного* (Pseudophoenix vinifera) с острова Гаити имеет форму бутылки, длинное горлышко которой развивается с началом цветения. У сабаля отмечены локализованные сужения стеблей в неблагоприятные для роста пальмы годы, в результате чего его ствол напоминает песочные часы. Своеобразный облик имеют *ириартея вздутая* (Iriartea ventricosa), *сократея обнажённокорневая* (Socratea exorrhiza, рис. 242) и некоторые другие пальмы — обитатели болот, затопляемых низин и горных лесов пояса туманов тропической Америки. Стебли этих растений снабжены ходульными корнями высотой до 2,5 м, усеянными колючими шипами — видоизмененными боковыми корнями. На ранних стадиях развития междоузлия стеблей этих пальм быстро удлиняются, образуя неустойчивую обратноконическую ось, которая поддерживается ходульными корнями. Они образуются из нижних междоузлий стебля и обеспечивают опору растению. После отмирания основания стебля пальма держится на этих корнях, как на ходулях. Многие пальмы имеют форму роста кустарников благодаря образованию многочисленных стеблей из пазушных почек у основания стебля или на подземных боковых побегах — столонах или корневищах. В первом случае возникает компактный пучок стеблей, в последнем — стебли появляются на некотором удалении от растения, образуя заросли (рис. 231).

Виды американского рода сабаль, *ропалостилис вкусный* (Rhopalostylis sapida), эндемичный для Новой Зеландии, и некоторые пальмы из подсемейства кокосовых имеют подземный стебель, который вначале растет косо вниз в землю (на глубину до 1—1,5 м у *атталеи веревконосной* — Attalea funifera), а затем, внезапно меняя направление, изгибается вверх (принимая форму саксофона), поднимается на поверхность земли и образует у древовидных форм надземный стебель, как у *сабаля пальметто* (Sabal palmetto), иногда сильно укороченный, как у сабаля малого (рис. 233), иногда сильно искривленный и даже закрученный в спираль, часто S-образный, снизу с корнями, похожими на веревки. Когда в сухие сезоны пожары уничтожают растительность, подземные стебли атталеи и некоторых других пальм остаются неповрежденными и вскоре дают новые листья. У американской *масличной пальмы* (Elaeis oleifera) старая часть ствола полегает, она распростерта на поверхности земли и покрыта по всей длине придаточными корнями; более молодая восходящая часть приподнимает крону крупных перистых листьев на высоту до 2 м. Так как наиболее старый участок стебля отмирает и сгнивает, пальма почти незаметно отодвигается от того места, где была посажена,— «ходит», говорят местные жители.

Среди пальм есть лазающие лианы, достигающие вершин деревьев в тропическом дождевом лесу (табл. 56, *1*). Их тонкие гибкие стебли с очень длинными (иногда почти до 2 м) междоузлиями и расставленными перистыми листьями часто достигают в длину более 100 м, а у некоторых видов каламуса — до 150—180 м. Они лазают с помощью видоизмененных листьев или иногда соцветий, прочно закрепляясь, как якорем, за окружающие деревья или кустарники, свисая между ними фестонами. Лазающие пальмы встречаются во всех тропических областях. Эта форма роста возникла независимо в раз-

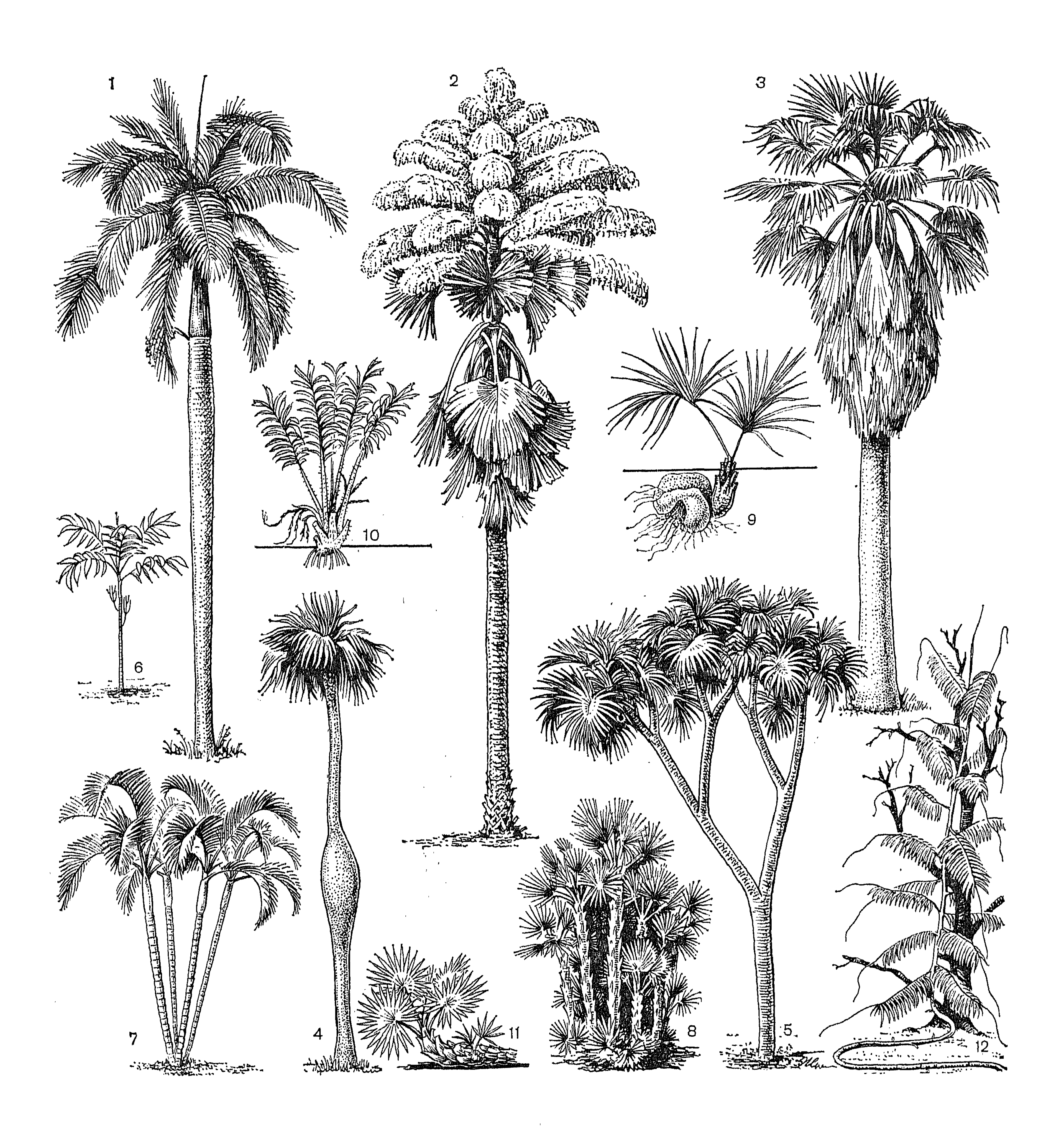


Рис. 231. Формы роста пальм.

Д р е в о в и д н ы е: *1* — кубинская королевская пальма (Roystonea regia); *2* — корифа зонтоносная (Corypha umbraculifera); *3* — вашингтония нитеносная (Washingtonia filifera); *4* — барригона (Colpothrinax wrightii); *5* — гифена фивийская, или дум-пальма (Hyphaene thebaica). К у с т а р н и к о в и д н ы е; *6* — хамедорея ланцетовидная (Chamaedorea lanceolata); *7* — хризалидокарпус желтоватый (Chrysalidocarpus lutescens); *8* — ацелорафа Райта (Acoelorraphe wrightii). «Б е с с т е б е л ь н ы е»: *9* — пальметто кустарниковый (Sabal etonia); *10* — салакка Валлиха (Salacca wallichiana); *11* — сереноа ползучая (Serenoa repens). Л а з а ю щ и е л и а н ы: *12* — каламус (Calamus sp.).

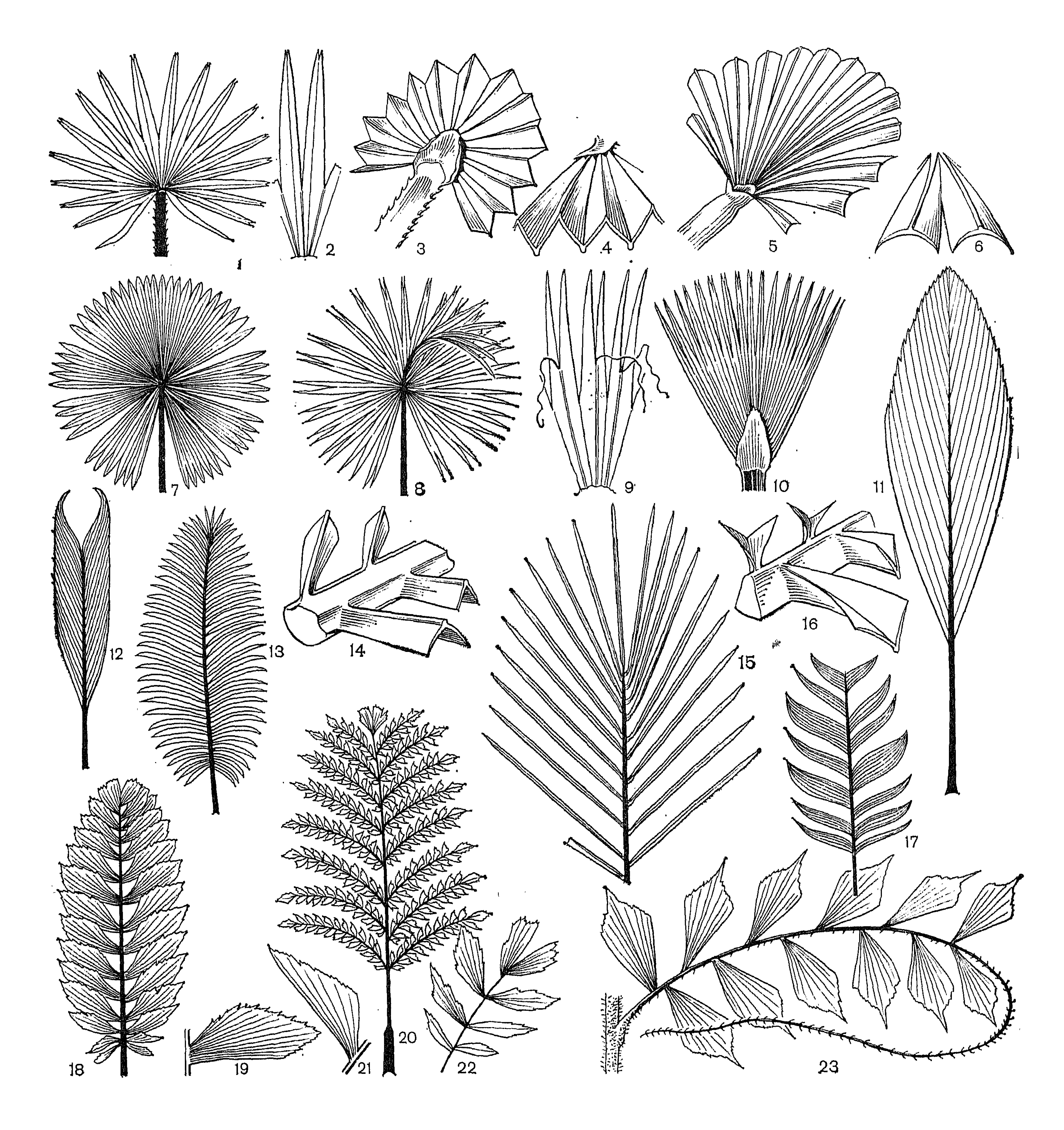


Рис. 232. *Листья пальм.*

В е е р н ы е: *1—4* — сереноа ползучая (Serenoa repens): *1* — общий вид, *2* — фрагмент листа (сегменты), *3* — прикрепление сегментов, *4* — поперечный разрез индупликатных сегментов; *5*, *6* — мауриция извилистая (Mauritia flexuosa): *5* — прикрепление сегментов, *6* — поперечный разрез редупликатных сегментов; *7* — хелиокарпус Уле (Chelyocarpus ulei); *10* — коперниция жесткая (Copernicia rigida), пластинка листа с язычковидным выростом — гастулой. Г р е б н е в е е р н ы е: *8*, *9* — сабаль пальметто (Sabal palmetto): *8* — общий вид, *9* — фрагмент листа (сегменты). П а л ь ч а т о н е р в н ы й: *11* — йоханнестейсмания высоколистная (Johannesteijsmannia altifrons). П е р и с т о н е р в н ы й: *12* — астерогина Мартиуса (Asterogyne martiana). П е р и с т ы е: *13* — нипа кустистая (Nypa fruticans); *14* — бутия головчатая (Butia capitata), поперечный разрез редупликатных перьев; *15*, *16* — финиковая пальма Робелена (Phoenix roebelenii): *15* — верхняя часть пластинки, *16* — поперечный разрез индупликатных перьев; *17* — хамедорея Шиде (Chamaedorea schiedeana); *18*, *19* — сократея Салазара (Socratea salazarii): *18* — общий вид, *19* — перо; *20—22* — кариота нежная (Caryota mitis): *20* — дважды перистый лист, *21* — перышко, *22* — перистый ювенильный лист с бокового побега; *23* — цератолобус ложно-одноцветный (Ceratolobus pseudoconcolor), рахис листа продолжен в плетевидный усик (cirrus).

личных группах пальм — в Новом и Старом Свете. Ротанговые, или лазающие, пальмы Старого Света, важнейшими из которых являются два крупных рода — каламус и *демоноропс* (Daemonorops), встречаются в тропических лесах Азии, Австралазии и Африки, но особенно разнообразно представлены в дождевых лесах Юго-Восточной Азии. Виды рода каламус — самые крупные и наиболее специализированные лианы, образующие густые, непроходимые заросли.

Подавляющее большинство лазающих лиан — многостебельные растения, лазающие стебли возникают обычно из подземных корневищ, лишь *плектокомия* (Plectocomia) имеет одиночные стебли. У каламуса проросток образует розетку листьев, из которых поднимается несколько лазающих стеблей.

Стебли пальм гладкие, с кольцевыми рубцами от опавших листьев, как у кубинской *королевской пальмы* (Roystonea regia), или покрыты слоем из остатков листовых влагалищ и черешков, иногда колючие, как у американских пальм *акрокомии* (Acrocomia) и *бактриса* (Bactris). Тонкие стебли *астрокариума обыкновенного* (Astrocaryum vulgare) — обитателя сухих лесов в бассейне Амазонки и Риу-Негру, как и других видов этого рода, вооружены мутовками длинных острых шипов. Прямые или изогнутые шипы на стеблях мексиканской *криозофилы карликовой* (Cryosophila nana), защищающие растение от поедания животными, не что иное, как видоизмененные придаточные корни с заостренными твердыми корневыми чехликами. В нижней части стебля иногда образуются обычные корни. Корневые шипы покрывают также стволы амазонских пальм *маурицим колючей* (Mauritia aculeata) и *маурицим вооруженной* (M. armata). Расширенное основание стебля, характерное для многих пальм, служит прочным фундаментом для высокой и мощной «колонны». От него отходят многочисленные веревковидные придаточные корни. Первичный корень рано отмирает и замещается придаточными корнями, возникающими на нижних междоузлиях стеблей в течение всей жизни пальмы. Эти корни лишены корневых колосков; иногда у пальм имеется микориза (кокосовая пальма, *персиковая пальма* — Bactris gasipaes — и др.). Стебли пальм, всегда одревесневающие и многолетние, составлены из корового слоя и многочисленных проводящих пучков и волокон, рассеянных в основной паренхиме. Волокна жесткие, темно-коричневые или черные, часто содержат кремнезем и очень твердые. Проводящие пучки более скучены к периферии стебля, образуя гораздо более плотную ткань, чем в центральной части. Такое распределение опорных тканей обеспечивает максимальную прочность и придает устойчивость стволу, хотя пальмы из-за отсутствия камбия не образуют настоящей древесины, как наши обычные деревья из двудольных и хвойных. Конструкция пальмы отвечает лучшим образцам инженерно-строительного искусства. Стебель пальмы достигает значительной толщины в результате первичного роста, происходящего непосредственно под верхушечной меристемой, расположенной в центре небольшого чашевидного или блюдцевидного углубления на верхушке стебля. Верхушечная почка пальмы (образно именуемая «пальмовой капустой» или «сердцем пальмы») — кремовая, сочная, курчавая масса из молодых листьев — напоминает по виду капусту. Она глубоко спрятана в кроне и защищена от лесных травоядных животных основаниями листьев, обычно толстыми, грубыми, с острым краем или с шипами. Стебли пальм иногда утолщаются (как, например, у королевской пальмы) благодаря делению и растяжению клеток основной паренхимы и волокон, которые окружают сосудистые пучки. Такой рост называют диффузным вторичным ростом или иногда «непрерывным первичным ростом» (Дж. Т. Уотахаус и Ч. Дж. Квинн, 1978).

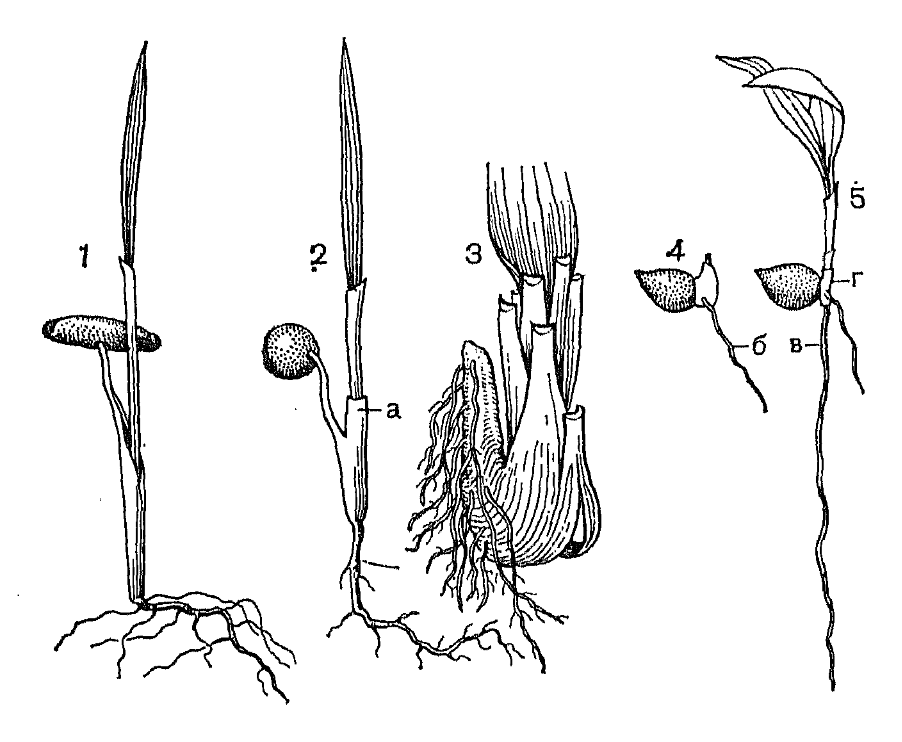


Рис. 233. Пальмы.

Различные типы прорастания семян: *1* — финиковая пальма (Phoenix dactylifera); *2* — вашингтония нитеносная (Washingtonia filifera), *а* — язычок (лигула); *3* — подземная часть молодого растения сабаля малого (Sabal minor); *4*, *5* — архонтофеникс Каннингема (Archontophoenix cunninghamiana), две стадии развития проростка, *б* — первичный корень, *в* — первый придаточный корень, играющий роль главного корня, *г* — язычок (лигула).

Листья у пальм очередные, обычно ясно расчлененные на черешок и пластинку. Нижняя часть черешка расширена во влагалище, частично или полностью охватывающее стебель. Черешки обычно длинные, но могут быть очень

короткими или даже отсутствовать. Пластинки листьев пальм исключительно разнообразны по своим размерам, форме и рассеченности. Величина их колеблется от нескольких сантиметров (12,5 см у гватемальской *хамедореи Тюркгейма* — Chamaedorea tuerckheimii) до самых крупных в растительном мире: у *рафии королевской* (Raphia regalis) их общая длина с черешком составляет свыше 25 м. Знаменитая «пальма тени» — *корифа зонтоносная*, или *талипотовая пальма* (Corypha umbraculifera),— имеет веерные листья длиной до 7—8 м (черешок 2—3 м) и диаметром 5—6 м. Лист ее так велик, что может укрыть от дождя 15—20 человек. Пластинка листа у пальм сложная, складчатая, веерная или перистая, у *кариоты* (Caryota) — дважды перистая; реже пластинка цельная, не рассеченная на сегменты, пальчатонервная или перистонервная и часто двулопастная на верхушке (рис. 232). Цельные листья американской пальмы *маникарии мешконосной* (Manicaria saccifera), длиной 9—10 м и шириной 1,5—2 м, зубчатые по краю, под действием ветра неправильно разрываются, как у банана. У веерных листьев рахис (стержень) сильно укорочен. Пластинки обычно рассечены на линейные или ланцетные сегменты на различную глубину, иногда почти до основания. Листья некоторых видов малезийского рода *ликуала* (Licuala) пальчатые, рассеченные до самого основания на узкоклиновидные сегменты с тупой зазубренной верхушкой, каждый состоит из нескольких складок. У так называемых гребневеерных пальм (например, у видов рода сабаль) рахис продолжен в пластинку и протягивается на некоторое расстояние, иногда почти до самой верхушки, образуя срединный гребень листа и изгибая его пластинку. Он придает крупным листьям бóльшую прочность. Такие листья составляют переход от типичных веерных к перистым. У многих веерных и гребневеерных пальм на верхушке черешка в месте его соединения с пластинкой имеется треугольный вырост, похожий на язычок,— гастула (лат. hastula — короткий конец, дротик, рис. 232). Обычно она присутствует на верхней стороне пластинки, редко на обеих сторонах. Иногда гастула достигает значительных размеров.

Присутствие срединного гребня, или мощной средней жилки пластинки — характерная особенность листа пальм. Сегменты веерных листьев и перья перистых листьев — с заметной средней жилкой или с несколькими жилками и имеют многочисленные и более тонкие жилки, обычно параллельные средней, но иногда лучеобразно расходящиеся от основания или от средней жилки и заканчивающиеся вдоль края или на зубчатой верхушке перьев.

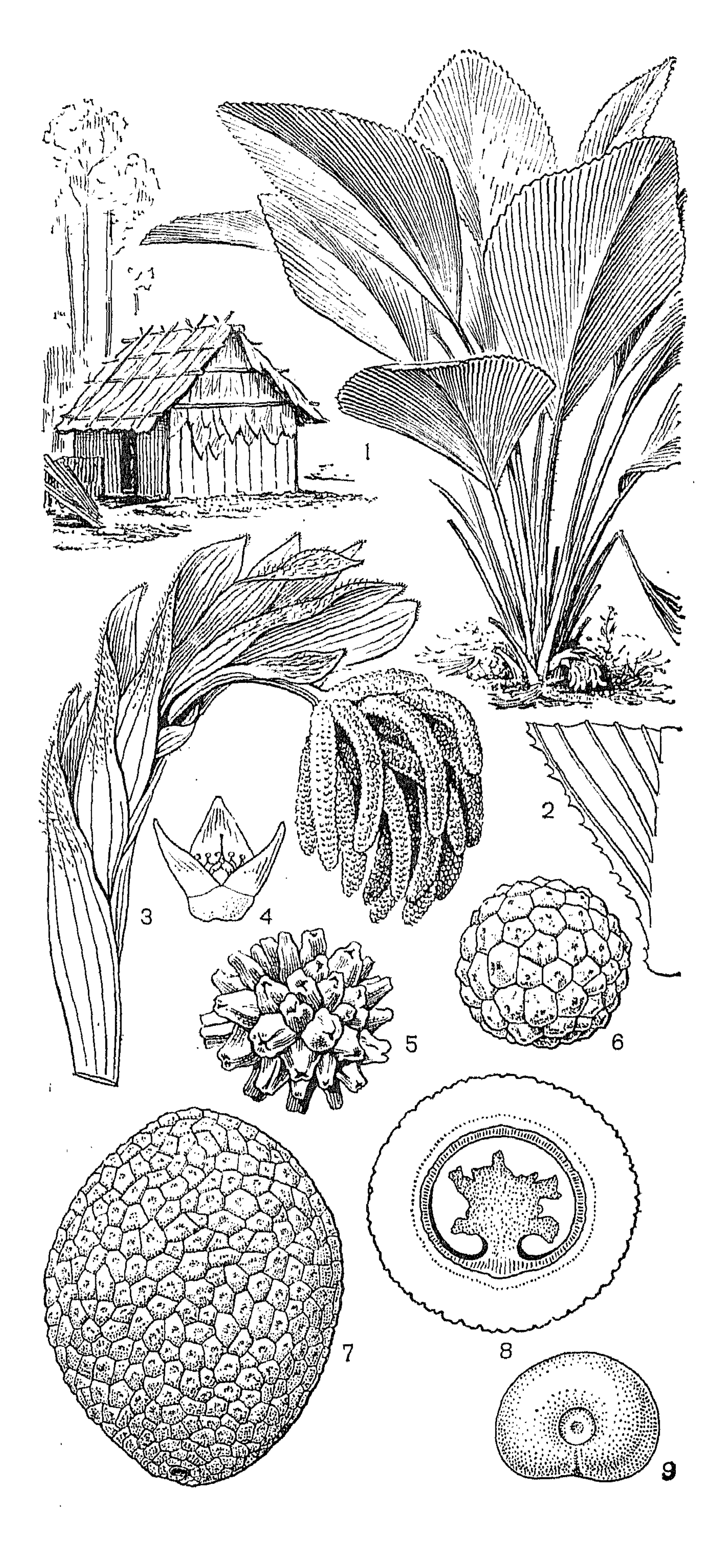


Рис. 234. Пальмы. Подсемейство корифовых (Coryphoideae).

Йоханнестейсмания высоколистная (Johannesteijsmannia altifrons): *1* — общий вид; *2* — фрагмент основания пластинки листа; *3* — соцветие; *4* — обоеполый цветок. Йоханнестейсмания перакская (J. perakensis): *5* — плод. Йоханнестейсмания величественная (J. magnifica): *6* — плод. Фолидокарпус Дипенхорста (Pholidocarpus diepenhorstii): *7* — плод; *8* — поперечный разрез плода; *9* — семя.

Пальмы делятся на две большие группы в зависимости от характера прикрепления сегментов и перьев к рахису (рис. 232). У одних пальм сегменты и перья на поперечном сечении V-образные (имеющие форму желоба), т. е. индупликатные, или сложенные вверх с заметной жилкой внизу в точке прикрепления к рахису; пластинка заканчивается непарным верхушечным сегментом или пером. У других пальм сегменты и перья на поперечном сечении Λ-образные (имеющие форму крыши), т. е. редупликатные, или сложенные вниз с заметной жилкой вверху; пластинка заканчивается парой сегментов или перьев с расположенной иногда между ними нитью, представляющей конец рахиса. И перистые и веерные листья закладываются как цельные, и все части листа развиваются из первоначальной цельной ткани. Листья у пальм кожистые, жесткие. Они покрыты толстым слоем кутикулы, часто с восковым налетом, который у некоторых пальм достигает значительной толщины. Многие пальмы имеют покров из крошечных чешуй или волосков, который может исчезать с возрастом. Листовая пластинка большей частью гладкая, однако у некоторых колючих пальм на рахисе и перьях есть шипы. В строении основания листа пальм также наблюдается большое разнообразие. Многие пальмы имеют длинные закрытые трубчатые влагалища. Они часто не выражены во взрослом состоянии, хотя на ранних стадиях развития образуют закрытые трубки, охватывающие стебель.

Так как у пальм нет специализированной покровной ткани, подобной коре двудольных растений, сохраняющиеся у многих пальм остатки листьев могут выполнять защитную функцию. У видов вашингтонии ствол покрыт «юбкой» из старых, сухих листьев, которая сохраняется в естественных условиях в течение многих лет, образуя прочную колонну у старых растений толщиной до 2,5 м (рис. 231).

Многочисленные цветки пальм собраны обычно в крупные сильно разветвленные бокоцветные соцветия. В большинстве случаев это метелки с колосовидными, сережковидными или мясисто утолщенными и початковидными ветвями. Соцветия, подобно стеблям и листьям пальм, часто достигают значительных размеров. Гигантское верхушечное соцветие «пальмы тени» — корифы зонтоносной — одно из самых крупных в растительном мире, достигает в длину 6—9 м. Женские цветки *фителефаса крупноплодного* (Phytelephas macrocarpa), мангровой пальмы, масличной пальмы образуют головки. Реже соцветия неразветвленные, колосовидные (как у видов *ликуалы* — Licuala или *геономы* — Geonoma). У подавляющего большинства пальм соцветия пазушные; они развиваются среди листьев в кроне, как у кокосовой пальмы или видов сабаля, или ниже кроны, как у королевской пальмы, раскрывающиеся лишь после опадения листа. Необычное расположение соцветия у видов каламуса и близких родов: у них соцветие прирастает к влагалищу вышележащего листа.

Большинство пальм — поликарпики; они образуют в течение многих лет жизни боковые соцветия в восходящей последовательности. Но у сравнительно немногих пальм соцветия появляются на верхушке стебля лишь один раз в жизни после длительного периода вегетативного роста, а после плодоношения растение отмирает. Такие растения называют монокарпиками. Известно всего лишь 16 родов монокарпических пальм, и все они (за исключением *рафии факельной* — Raphia taedigera) ограничены тропическими и субтропическими областями Старого Света. Любопытно, что монокарпический в целом род *метроксилон* (Metroxylon) включает один поликарпический вид *метроксилон тонгский* (M. amicarum), а *демоноропс красивоплодный* (Daemonorops calicarpa) — единственный монокарпический представитель крупнейшего рода ротанговых пальм. Пожалуй, наиболее ярким примером монокарпической пальмы может служить корифа зонтоносная, произрастающая в Южной Индии и на острове Шри-Ланка (табл. 53, *3*, *4*). Эта величественная пальма несет крону крупных веерных листьев. На 40—70-й год жизни пальма зацветает, образуя гигантское верхушечное метельчатое соцветие из многих тысяч белых цветков; ветви этого огромного «букета» достигают в длину 3—5 м. За многие годы роста в центральной части ствола в огромных количествах накапливаются питательные вещества в форме крахмала, необходимые для единственного в жизни пальмы репродуктивного взрыва. На острове Шри-Ланка многие экземпляры этой пальмы зацветают одновременно.

Сходное групповое цветение наблюдается также у гигантского малайского горного ротанга *плектокомии Гриффита* (Plectocomia griffithii).

Цветонос пальм несет базальный двукилевой предлист (профилл) и обычно от одного до нескольких кроющих листьев, которые заключают молодое соцветие и при цветении продольно расщепляются или разрываются. Их называют стерильными кроющими листьями, поскольку они не связаны с цветочными осями, в отличие от фертильных, охватывающих ветви соцветия в основании и конечные оси, несущие цветки. Кроющие листья трубчатые или ладьевидные, кожистые, перепончатые, волокнистые или иногда даже деревянистые, гладкие или шерстистые, иногда колючие. Они опадают при раскрытии соцветия или остаются на цветоносе

(порой еще долго после образования плодов). Число их варьирует в разных группах пальм.

Цветки пальм мелкие и невзрачные (редкое исключение составляют крупные, длиной 7—10 см, женские цветки фителефаса и *сейшельской пальмы* (Lodoicea maldivica, или L. sechellarum). Они обычно сидячие, иногда даже погруженные в мясистую ось соцветия, редко на коротких цветоножках. Цветки иногда обоеполые, но гораздо чаще однополые; в последнем случае мужские и женские цветки сходные или заметно диморфные, как у борассуса и геономы. Растения обычно однодомные, реже двудомные (например, финиковая пальма, виды фителефаса и хамедореи). У однодомных пальм мужские и женские цветки расположены в одном и том же соцветии, но помещаются, как правило, в разных частях оси, как у кокосовой пальмы, или собраны в самостоятельные мужские и женские соцветия, иногда в мужские и обоеполые. Цветки пальм актиноморфные, реже слабозигоморфные. Околоцветник в 2 кругах, или редко спиральный, или однорядный и неправильно лопастный, или рудиментарный, а иногда совсем отсутствует (в мужских цветках фителефаса). Сегменты околоцветника свободные или сросшиеся, перепончатые, белые, желтые, оранжевые или красные. Чашелистики и лепестки у наименее специализированных пальм сходные, однако гораздо чаще чашелистики мельче лепестков. Чашелистиков обычно 3, редко 2 или 3—7 или более (в женских цветках фителефаса); они свободные и черепитчатые или сросшиеся. Лепестки обычно в том же числе, что и чашелистики, свободные или сросшиеся, обычно створчатые в мужских цветках (реже сросшиеся со свободными лопастями) и черепитчатые в женских и обоеполых цветках, иногда с коротко створчатыми верхушками или редко створчатые. Тычинок обычно 6, расположенных в 2 кругах, редко их 3 (*валлихия трехтычинковая* — Wallichia triandra, мангровая пальма, *арека трехтычинковая* — Areca triandra) или гораздо больше 6, но при этом обычно их число кратно 3. У некоторых специализированных пальм, например у *паландры* (Palandra), их от 120 до 950 — наибольшее число тычинок, известное у пальм; развиваются они центробежно. Полиандрия (многотычинковость) в разных группах пальм возникла независимо. Нити тычинок прямые или загнутые на верхушке в бутоне, свободные или разнообразно сросшиеся между собой или приросшие к лепесткам, либо одновременно сросшиеся и приросшие. Пыльники прикрепленные основанием или спинкой, редко двойчатые или с разделенными пыльцевыми гнездами, прямые или редко скрученные; они вскрываются продольными щелями. Пыльцевые зерна чаще всего однобороздные, похожие на пыльцу лилейных, реже с 3-лучевой бороздой, с 2 дистальными бороздами или 1—3-поровые. Пыльца нипы, кольцебороздная и колючая, отличается от пыльцы всех остальных пальм. В женских цветках пальм часто имеются стаминодии — в виде зубцов, шиловидные или снабженные рудиментарными пыльниками, свободные или иногда сросшиеся в купулу или трубку с лопастной или зубчатой верхушкой и иногда приросшие к лепесткам. Гинецей у наиболее примитивных пальм апокарпный, из 1—3 (обычно 3) плодолистиков, но у большинства родов он синкарпный, обычно из 3 частично или полностью сросшихся плодолистиков, иногда из 3—7 или 7—10; иногда гинецей псевдомономерный с 2 редуцированными и 1 фертильным гнездом и 1 семязачатком (как у *ареки* — Areca и многих родственных ей родов). У большинства пальм имеются септальные нектарники, расположенные на перегородках завязи. У одних пальм они маленькие и по своему положению в базальной части завязи рассматриваются как менее специализированные в данном семействе (например, у сабаля, *ливистоны* — Livistona или корифы). У псевдофеникса септальный нектарник, расположенный в основании плодолистиков, открывается наружу порами супротивно каждому лепестку. У других пальм нектарники с длинными каналами, которые открываются порами на верхней поверхности гинецея (у *аренги* — Arenga, *латании* — Latania) или между плодолистиками в основании рылец (у *бутии* — Butia, *птихоспермы Макартура* — Ptychosperma macarthurii). У трахикарпуса имеется рудиментарное нектарное пятно на обращенных к центру цветка сторонах трех свободных плодолистиков. У *хамеропса приземистого* (Chamaerops humilis) присутствует рудиментарный нектарник на верхней поверхности чаши, образованной сросшимися, расширенными и утолщенными основаниями тычиночных нитей в мужском цветке. Столбики свободные или сросшиеся, длинные или короткие и утолщенные или незаметные. Рыльца прямые или отогнутые, иногда удлиненные, редко неразличимые, в виде щели на плодолистике или двугребенчатые. В каждом плодолистике или в каждом гнезде завязи обычно по 1 семязачатку (редко с 1 или 2 дополнительными семязачатками — у нипы). При созревании плода 2 из 3 плодолистиков часто недоразвиваются. Семязачатки анатропные, гемитропные, кампилотропные или ортотропные. Рудиментарный гинецей в мужских цветках иногда отсутствует.

Плодолистики пальм проявляют многие особенности примитивных плодолистиков цветковых растений. Они часто листовковидные,

могут быть снабжены ножкой и обычно кондупликатно сложенные, часто с открытыми брюшными швами и ламинальной или субламинальной плацентацией. У трахикарпуса Форчуна трихомы развиваются вдоль и до некоторой степени внутри открытого брюшного шва, как у некоторых примитивных двудольных растений. Рыльца сидячие или почти сидячие. Род нипа отличается от остальных пальм своеобразной асимметричной чашевидной формой плодолистика с воронковидным рыльцевым отверстием, широкая внутренняя поверхность которого развертывается и отгибается при цветении. Комбинация обоеполых цветков и апокарпии найдена только у примитивных родов, входящих в подсемейство корифовых. Апокарпия также свойственна финиковой пальме и нипе. Наряду с архаичными особенностями строения гинецея, присущими некоторым пальмам, у других представителей можно наблюдать и многие признаки высокой специализации.

Пальмы — перекрестноопыляемые растения, обладающие различными приспособлениями, препятствующими самоопылению. Самое надежное из них — двудомность, которая известна у сравнительно немногих пальм. У однодомных пальм наблюдается разновременное созревание мужских и женских цветков в соцветии, вследствие чего растение пребывает то в мужской, то в женской фазе цветения. Эти фазы резко разграничены во времени и, как правило, не перекрываются. Исключение составляют пальмы, у которых в пазухе листа развивается несколько соцветий (как у аренги) и могут быть открыты одновременно мужские и женские цветки в разных узлах стебля, а также кустистые пальмы, у которых возможно несинхронное раскрывание цветков на разных стеблях. Дихогамия проявляется у пальм в форме как протандрии, так и иногда протогинии. Протандрия хорошо выражена у многих пальм (например, кокосовой и саговой). Мужские цветки, распускающиеся первыми в протандричном соцветии, эфемерные. Они обычно раскрываются на рассвете и через несколько часов опадают. Женские цветки остаются восприимчивыми в течение нескольких дней. В триадах мужские цветки открываются последовательно, один за другим (редко два мужских цветка открыты одновременно), и лишь после их опадения, часто через несколько дней или даже недель, раскрываются женские цветки. Распускание цветков, расположенных в вертикальных рядах, идет в базипетальной последовательности: верхний цветок опадает прежде, чем распускается следующий. Подобный способ распускания цветков у пальм обеспечивает растение пыльцой в течение более длительного промежутка времени. Протогиния встречается гораздо реже и известна, например, у нипы, сабаля пальметто и некоторых пальм, опыляемых жуками.

Большинство пальм, по-видимому, опыляется насекомыми. Хотя цветки у пальм мелкие и, несмотря на иногда ярко окрашенные околоцветники, как правило, невзрачные, они собраны в крупные соцветия, которые заметно выделяются на фоне темной зеленой листвы. Цветки многих пальм, например *хамедореи душистой* (Chamaedorea fragrans) из Перуанских Анд, очень ароматны. Иногда пыльца пальм (как у *акрокомии* — Acrocomia) имеет характерный запах или ярко окрашена (как у нипы). Пчелы, мухи, журчалки, плодовые мушки, жуки, трипсы, моли, муравьи и другие насекомые посещают цветки ради нектара, пыльцы, сочной цветочной ткани или используют цветок как место для размножения, яйцекладки и развития личинок. В цветках пальм встречаются, как правило, разнообразные насекомые, хотя не все они являются эффективными опылителями. Некоторые пальмы опыляются жуками, которые питаются пыльцой и тканями цветка. Различные виды жуков осуществляют опыление, особенно часто — долгоносики (Curculionidae). Пальмы, опыляемые жуками, как правило, протогиничны и образуют большое количество пыльцы, цветки же их лишены нектара. Долгоносики опыляют цветки двух видов бактриса в Коста-Рике (*бактрис большой* — Bactris major и *бактрис гвинейский* — B. guineensis), колючих пальм из подсемейства кокосовых. Как и нипа, они протогиничны, и цветение начинается с раскрывания после полудня женских цветков, которые остаются восприимчивыми 12 ч. Мужские цветки раскрываются на 24 ч позднее женских и издают мускусный запах, привлекая жуков, поедающих их крупные толстые лепестки. Когда мужские цветки раскрываются и теряют пыльцу, жуки, нагруженные этой пыльцой, двигаются к вновь открытым соцветиям с восприимчивыми женскими цветками, опыляя их. Обильной пыльцой мужских цветков питаются также блестянки (Nitidulidae), пчелы, а тканями цветков — плодовые мушки. Около 10% посетителей цветков бактриса — хищные жуки стафилиниды. Механизм опыления бактриса весьма эффективен. Женские цветки не нуждаются в выработке каких-либо особых приспособлений для привлечения опылителей и потому могут концентрировать энергию на своей основной функции — образовании плодов и семян.

Механизм опыления *гидриастелы мелкопочатковой* (Hydriastele microspadix) из Новой Гвинеи удивительно сходен с только что описанным. Цветки гидриастелы опыляются долгоносиками, которые встречаются почти исклю-

чительно в цветках пальм и являются пантропическими по своему распространению (замечательный пример сопряженной эволюции пальм и насекомых). Долгоносики опыляют цветки *рапидофиллума ежеиглого* (Rhapidophyllum hystrix), низкой кустарниковидной пальмы, которую из-за многочисленных длинных (15—20 см) острых черных игл на листовых влагалищах называют дикобразом. Растет эта пальма на сырых местах и болотах прибрежной равнины США от Южной Флориды до Каролины. Короткие, плотно сжатые соцветия с 5—7 кроющими листьями буквально погребены в массе игл и темно-коричневых влагалищ и никогда не выдаются даже при созревании плодов. Мужские и в меньшей степени женские цветки издают мускусный запах. Имеются данные об опылении жуками цветков ряда других пальм. Жуки обнаружены в закрытых мужских соцветиях *аммандры* (Ammandra), а выделение тепла цветками фителефаса — явление, часто связанное с опылением жуками,— наводит на мысль о кантарофилии у этого рода. Молочно-белые цветки *йоханнестейсмании высоколистной* (Johannesteijsmannia altifrons) на бледно-желтых бархатистых ветвях соцветия, частично скрытого в гумусе и растительных остатках, накапливающихся в основании листьев этой «бесстебельной» пальмы, привлекают своим запахом прокисшего молока и сточных вод многочисленных насекомых. В цветках встречаются множество жуков-блестянок (взрослых особей и личинок), стафилинид, а также личинки мух, трипсы, муравьи, термиты, жуки. У *цератолобуса* (Ceratolobus) — одного из самых замечательных двудомных родов ротанговых пальм во влажных областях Малезии — соцветие заключено внутрь единственного кроющего листа, который вскрывается двумя крошечными боковыми щелями на верхушке. Через них проникают многочисленные насекомые, привлекаемые затхлым запахом цветков. В соцветиях *цератолобуса сизоватого* (C. glaucescens) — вымирающего вида, единственная небольшая популяция которого встречается на Западной Яве,— обильны жуки, трипсы и муравьи. Последние быстро заселяют соцветия и все растение. Их привлекает нектар. У видов со свисающими соцветиями пыльца в изобилии скапливается вблизи отверстий, через которые насекомые проникают в соцветие или выбираются наружу. Цветки цератолобуса закрыты от более крупных членистоногих посетителей, которые не могут проникнуть через мелкие щели. «Фильтр для опылителей» имеется также у американской пальмы маникарии мешконосной, соцветие которой заключено внутрь мешковидного кроющего листа с крошечными отверстиями между волокнами (рис. 243).

Однако среди пальм немало и ветроопыляемых растений. Классическим примером служит финиковая пальма. В естественных условиях в популяции этого двудомного растения около половины мужских экземпляров. Единственный кроющий лист охватывает все соцветие. Мужские и женские цветки распускаются сразу же после освобождения соцветия из кроющего листа. Женские цветки, очевидно, восприимчивы 1 или 2 дня. В культуре для получения устойчивого урожая финиковую пальму опыляют искусственно, подвязывая срезанные веточки мужского соцветия к верхушке женского. Одного мужского экземпляра достаточно для опыления 100 женских. Искусственное опыление было впервые применено древними ассирийцами и практиковалось по крайней мере 3 или 4 тысячелетия. Этот прием сохранился до наших дней почти в неизменном виде. Пыльца финиковой пальмы, образующаяся в огромных количествах, остается жизнеспособной в течение одного сезона или даже 1—2 лет. То, что пыльца у пальм сохраняет свою жизнеспособность в течение сравнительно большого промежутка времени, было установлено для другой двудомной ветроопыляемой пальмы — хамеропса приземистого. В 1767 г. Йозеф Кёльрёйтер, с именем которого связано учение о поле у растений, отправил пыльцу хамеропса, взятую с мужского экземпляра в ботаническом саду в Карлсруэ, одновременно в Берлин и Петербург. Садовник Эклебен опылил старый экземпляр этой пальмы, доставленный еще при Петре I и находившийся в оранжерее при Летнем дворце. Хотя путешествие заняло несколько недель, пыльца не потеряла своей способности к прорастанию, и растение завязало обильные плоды.

Редукция околоцветника у *тринакса* (Thrinax), примитивного рода с обоеполыми цветками с апокарпным гинецеем, несомненно, связана с ветроопылением (рис. 235). Кроющие листья сравнительно тонкие, и соцветие быстро раскрывается. Особенно замечательно быстрое удлинение ветвей соцветия, которые вырастают в длину на 15—20 см за 10 ч, прежде чем открываются пыльники. Цветки протандричны. У *тринакса мелкоцветкового* (T. parviflora) пыльники вскрываются рано утром, и обильная сухая порошковидная пыльца покрывает ветви соцветия. Во время мужской фазы цветения губы двугубого рыльца одноплодолистикового гинецея плотно прижаты друг к другу, что уменьшает возможность самоопыления. Рыльца раздвигаются через 24 ч после вскрытия пыльников. Воронковидный канал плодолистика открыт дистально. У тринакса были обнаружены пыльцевые зерна на семязачатке в гнезде, что необычно для цветковых растений. От-

крытый канал столбика, очевидно, представляет прямой вход для перенесенной ветром пыльцы. Самоопыление происходит часто и успешно, на что указывает обильное завязывание плодов на изолированных экземплярах.

До сих пор у ботаников нет единого мнения в отношении опыления кокосовой пальмы — одной из наиболее изученных пальм. Это растение, очевидно, опыляется как насекомыми, так и ветром. Мелкие мужские цветки открываются первыми около 6 ч утра и уже в полдень опадают. Женские цветки восприимчивы в течение нескольких дней. Женская фаза цветения длится 4—7 дней. Кроме того, цветки кокосовой пальмы посещают и птицы — нектарницы и попугаи, которые питаются пыльцой. У карликовой разновидности этой пальмы на полуострове Малакка мужские и женские цветки раскрываются, как правило, одновременно, и здесь преобладает самоопыление. У *бутии гладкопокрывальной* (Butia leiospatha) — обитателя серрадос Бразилии, как и у кокосовой пальмы, опыление ветром сочетается с опылением насекомыми. Цветки ее посещают осы, мухи, а долгоносики и блестянки размножаются в соцветиях. Они используют закрытые соцветия и молодые плоды как место для яйцекладки.

У некоторых пальм известно также самоопыление. Обоеполые цветки *корифы высокой* (Corypha elata) самосовместимы. Обильное завязывание плодов с фертильными семенами в результате самоопыления довольно обычно у изолированно культивируемых экземпляров, что имеет особое значение в связи с монокарпией этого вида. У ротанговой пальмы *демоноропс Кунстлера* (Daemonorops kunstleri) большинство плодов и семян образуется, очевидно, партеногенетически.

Плоды пальм необычайно разнообразны. Величина их колеблется от нескольких миллиметров до полуметра у сейшельской пальмы, плоды которой принадлежат к числу крупнейших в растительном мире. У нипы, фителефаса и масличной пальмы плоды собраны в крупные компактные головки. Плоды обычно 1-семянные, но иногда 2, 3—10-семянные. Они представляют собой сухую или мясистую синкарпную костянку с эндокарпием, приросшим к семени или свободным, реже плоды ягодообразные (примером могут служить финики). В основании плоды часто окружены разрастающимся и отвердевающим околоцветником. У подавляющего большинства пальм плоды нераскрывающиеся. Лишь у нескольких видов при созревании они расщепляются на верхушке (*микроцелум* — Microcoelum, *литокариум* — Lytocaryum, *сократея Салазара* — Socratea salazarii), а у видов *астрокариума* (Astrocaryum) откры-

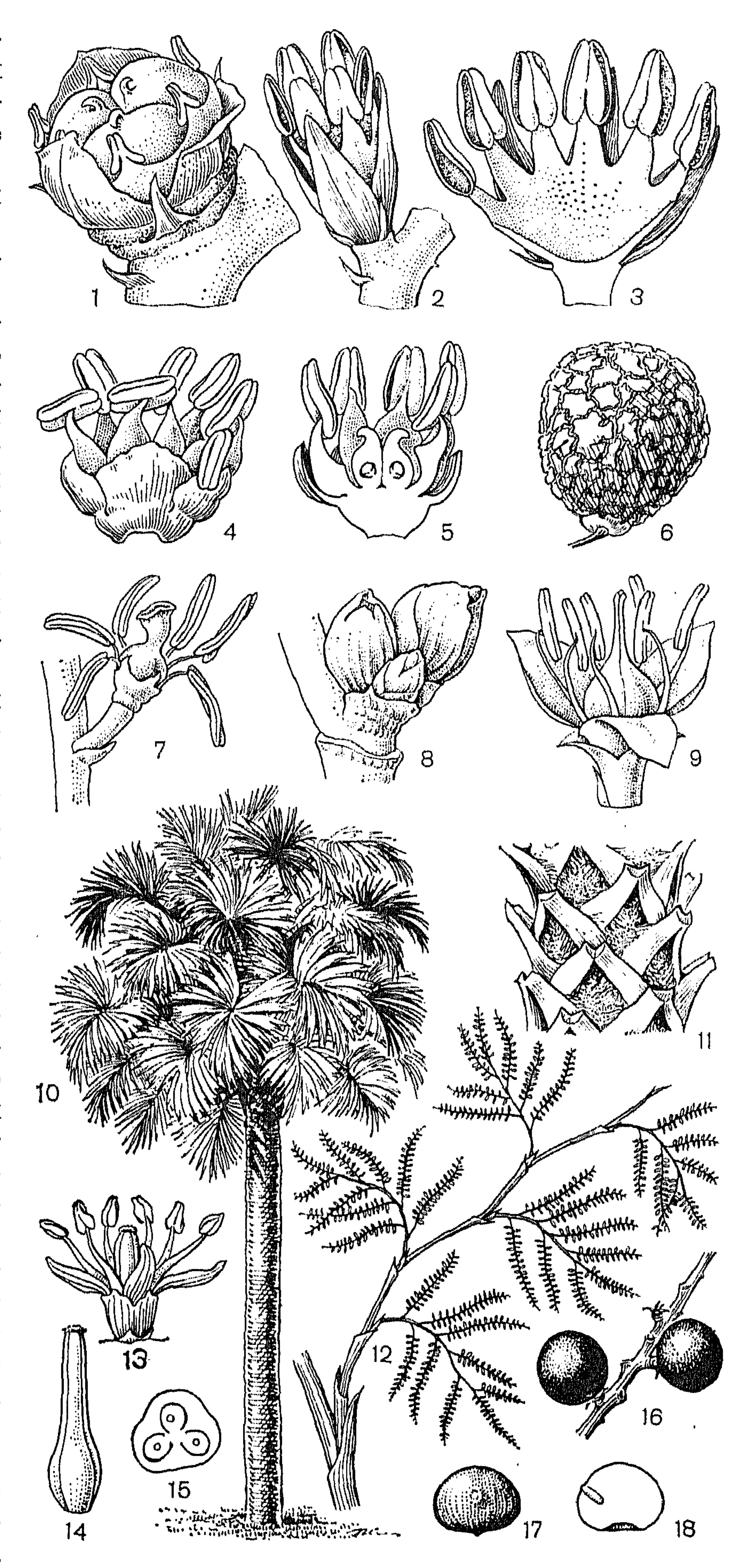


Рис. 235. Пальмы. Подсемейство корифовых (Coryphoideae).

Хамеропс приземистый (Chamaerops humilis): *1* — женский цветок; *2, 3* — мужской цветок. Хелиокарпус Уле (Chelyocarpus ulei): *4* — цветок; *5* — продольный разрез цветка; *6* — плод. Тринакс лучистый (Thrinax radiata): *7* — цветок. Нанороис Ритчи (Nannorrhops ritchiana): *8* — фрагмент метельчатого соцветия, цветки в симподиальном пучке (завитке); *9* — цветок. Сабаль пальметто (Sabal palmetto): *10* — общий вид; *11* — фрагмент стебля с влагалищами листьев; *12* — часть соцветия; *13* — цветок; *14* — гинецей; *15* — поперечный разрез завязи; *16* — плоды; *17* — семя; *18* — продольный разрез семени.

ваются полностью, обнажая иногда ярко окрашенную мякоть.

Мезокарпий плода сочный, иногда с обильными игловидными кристаллами оксалата кальция, часто маслянистый, сочноволокнистый, волокнистый или сухой. Эндокарпий, заключающий семя, тонкий, хрящеватый или перепончатый, иногда с крышечкой над зародышем (как у *клиностигмы* — Clinostigma), либо же толстый, роговидный или костяной, тогда часто с 3 или редко более проростковыми порами (как у кокосовой пальмы и других родственных ей родов). Число пор соответствует числу плодолистиков, а их расположение (в середине, ниже или выше середины эндокарпия) — положению микропиле семязачатков. В односемянном плоде функционирует лишь одна из пор, супротивная семязачатку фертильного плодолистика. Эндокарпий иногда снабжен продольными ребрами, а у сейшельской пальмы он глубоко 2-, иногда 3-, 4- и даже 6-лопастный. Семена пальм весьма разнообразны по размерам и форме. Их величина колеблется от всего лишь нескольких миллиметров до самых крупных размеров в растительном мире — 30 или 45 см у сейшельской пальмы. Семенная кожура тонкая, гладкая или мясистая (как у *салакки* — Salacca), свободная или сросшаяся с эндокарпием. Эндосперм обильный, гомогенный или руминированный, у незрелых семян часто жидкий или желеобразный, затем становится очень твердым, а у некоторых видов пальм является источником растительной «слоновой кости» (фителефас крупноплодный, *гифена вздутая* — Hyphaene ventricosa и др.). В эндосперме содержится большое количество масла и белка. Зародыш маленький, цилиндрический или конический. У нескольких видов пальм отмечена полиэмбриония.

Семена пальм не имеют периода покоя, зародыш растет непрерывно. Прорастание семян может начаться, когда плоды еще прикреплены к растению. Зародыш не прекращает роста даже во время распространения семян. В малайских деревнях можно часто видеть прорастание кокосовых орехов, подвешенных на столбах хижин. Зародыш получает воду и питательные вещества из эндосперма. Корни проростка, растущие в волокнистом мезокарпии, способны поглощать дождевую воду, просачивающуюся через кожуру. Однако сочный околоплодник (например, у ливистоны) тормозит прорастание семени или препятствует ему. При хранении семена, как правило, быстро теряют всхожесть. Они должны быть посеяны вскоре после сбора. Исключение составляет псевдофеникс, «долгоживущие» семена которого прорастают после двух лет хранения. Эта способность прорастать после долгого сухого периода, вероятно, существенна для выживания в засушливых условиях — на песках и пористом известняке в Карибской области. Семена пальм прорастают под землей, за исключением нипы, у которой семена прорастают на растениях или в плавающих плодах. Семядоля никогда не раскрывается как зеленый фотосинтезирующий орган, так как ее верхушка остается погруженной в эндосперм семени и видоизменяется в сосущий орган — гаусторию. Она растворяет и всасывает питательные вещества эндосперма для обеспечения роста зародыша, пока молодое растение не образует листьев. У многих пальм семядоля при выходе из семени удлиняется в виде семядольной трубки и зарывает проросток в землю на некоторую глубину, что может иметь приспособительное значение для пальм, растущих в саваннах. Углубление семядоли в почву у различных видов пальм происходит на неодинаковую глубину, что в значительной степени определяется условиями обитания. Углубляясь в почву, нижняя часть семядоли разрастается в виде трубчатого влагалища на некотором расстоянии от плода.

У пальм известно три типа прорастания семян (рис. 233). У видов с заметным удлинением семядоли проросток удален от семени и гаустории. У финиковой пальмы, трахикарпуса, корифы нижняя часть семядоли разрастается под землей в виде длинного трубчатого влагалища, и из семядольной щели, образующейся в его верхней части, выходит побег. У сабаля, вашингтонии, *юбеи* (Jubaea) семядоля в нижней части расширена в виде значительно более короткого трубчатого влагалища, которое в верхней части образует язычок. У архонтофеникса, кокосовой пальмы и некоторых других пальм семядоля удлиняется лишь настолько, чтобы вынести зародыш из эндокарпия. Нижняя часть семядоли сразу же по выходе из семени наружу разрастается в виде раструба, образуя язычок. Из основания семядоли начинает прорастать зародыш, части которого вплотную примыкают к гаустории.

Плоды многих пальм, сочные и ярко окрашенные, распространяются животными. Главные их распространители — птицы, хотя самые разнообразные животные — от грызунов до обезьян — также питаются плодами пальм и распространяют семена. Крупные птицы проглатывают плоды целиком, выбрасывая неповрежденные семена вблизи пальм или чаще перенося их на известное расстояние. Некоторые птицы, в частности голуби, очевидно, сыграли большую роль в распространении ряда пальм. Так, благодаря им, а также, очевидно, океаническим течениям *притчардия* (Pritchardia) проникла на Гавайские острова. Птицами, очевидно, были занесены семена *королевской пальмы гаитян-*

ской (Roystonea hispaniolana) на остров Малый Инагуа (Багамские острова), где сравнительно недавно были обнаружены пальмы, произрастающие на дне нескольких крупных карстовых воронок. Список пальм, плодами которых питаются птицы, достаточно велик. Плодами кариоты на Яве питаются хищные млекопитающие — шакалы, малайская пальмовая куница и виверры. Пальмовые циветты, дикие свиньи питаются плодами *сахарной пальмы* (Arenga pinnata), а чернорукий и карликовый гиббоны поедают в Индонезии зрелые плоды *аренги туполистной* (A. obtusifolia). Пищей для гиббонов служат также плоды ротанговых пальм — каламуса и демоноропса. Плодами египетской дум-пальмы питаются павианы. В Древнем Египте Тота — бога мудрости, покровителя наук — почитали в виде ибиса или павиана, а так как павианы часто питаются плодами дум-пальмы, она стала священным деревом Тота. Изображения павианов на пальмах встречены на росписях, покрывавших стены древних гробниц. Обезьян привлекают плоды *финиковой пальмы Робелена* (Phoenix roebelenii) в Лаосе, американских пальм маникарии мешконосной и *максимилианы марипа* (Maximiliana maripa), а также африканской масличной пальмы.

В распространении плодов некоторых пальм большую роль играют летучие мыши, которые, подобно птицам, могут распространять семена на дальние расстояния. Крупные (диаметром 15—20 см) костянки пальмы делеб, или борассуса эфиопского,— любимая пища африканского слона. Именно ему пальма обязана своим распространением по всей тропической Африке. Слон поедает плоды, а эндокарпии с заключенными в них семенами выбрасываются неповрежденными вместе с экскрементами. Однако присутствие рода на Мадагаскаре, Новой Гвинее и, возможно, даже в Австралии, где слонов нет, по мнению Гарольда Мура (1973), исключает предположение о сопряженной эволюции слонов и борассуса, а также близкого небольшого рода *борассодендрона* (Borassodendron). Африканский слон питается также более мелкими плодами гифены вздутой, растущей в жарких сухих долинах на юге Замбии, и африканской дикой *финиковой пальмы отклоненной* (Phoenix reclinata). Опавшие на землю плоды пальм поедают тапиры, олени, лани, пекари, козы, крупный рогатый скот. Койоты и серые лисицы питаются плодами вашингтонии нитеносной. В распространении плодов и семян принимают участие также белки и многочисленные грызуны (пака, мыши, крысы). Они часто утаскивают плоды в гнезда или складывают их где-либо в запас, часть семян при этом теряется в пути или остается почему-либо неиспользованной. В Бразилии грызуны зарывают плоды *атталеи веревконосной* (Attalea funifera) и *орбинии Барбосы* (Orbignya barbosiana) в подземные норы, где их прорастание стимулируется высокой температурой из-за ежегодных пожаров саванны. Ароматная мякоть плодов и семена с сочной кожурой *салакки съедобной* (Salacca edulis), почти бесстебельной, очень колючей пальмы на островах Малайского архипелага, привлекают не только грызунов и птиц, но и варанов и черепах. Плоды *астрокариума обыкновенного* (Astrocaryum vulgare) служат пищей для рыб, рыбы поедают также плоды *геономы Шотта* (Geonoma schottiana) в Южной Америке.

Несмотря на обильное плодоношение пальм, их плоды и семена часто хищнически уничтожают жуки и другие насекомые, древесные мыши и крысы, свиньи и крабы. Наблюдается тесная биологическая связь между кокосовой пальмой и огромным крабом, который носит название пальмовый вор (Birgus latro). Он питается мякотью незрелых кокосовых орехов: разрывая волокна, мощными клешнями пробивает отверстие в области «мягкого» глазка, вытаскивает мякоть, иногда разбивая эндокарпий ударами о камни. Краб не только разрушает опавшие на землю плоды, но, как известно, даже залезает на пальму, сбивая кокосовые орехи. Краб обитает на тропических островах Индийского и западной части Тихого океана — в области распространения кокосовой пальмы. Химическое исследование его жира показало, что он напоминает кокосовое масло, имея мало общего с животным жиром. Этот краб питается также мелкими сочными плодами другой пальмы — *аренги Листера* (Arenga listeri), эндемичной для острова Рождества.

Морские течения, реки и ручьи, ливневые потоки играют большую роль в распространении семян и плодов целого ряда пальм. Вода способствует распространению видов, населяющих берега рек,— таких, как *мауриция извилистая* (Mauritia flexuosa), и многих других пальм, встречающихся в обилии на берегах «пальмовой» реки Амазонки, Ориноко и их притоков, а также обитателей болот и заболоченных лесов (как рафия и метроксилон). Плоды и семена ряда пальм подхватываются паводками. Плавучие плоды кокосовой пальмы, нипы, притчардии, сабаля пальметто и других переносят морские течения. Иногда плоды становятся плавучими лишь при высыхании, как у *псевдофеникса Сарджента* (Pseudophoenix sargentii), или при разрушении семян. Высокой плавучестью обладают плоды маникарии мешконосной. Падая, они зарываются в детрит или выносятся реками далеко в море, однако не выдерживают длительного пребывания в соле-

ной воде и вскоре разрушаются. Плоды со сгнившими или сухими семенами могут переноситься течениями. Их находят в большом количестве на пляжах вест-индских островов, на островах Теркс (юго-восточная оконечность Багамских островов) и даже на западном побережье Шотландии. Из семян, достигших островов Теркс, не более 1—2% сохраняют способность к прорастанию.

Большую роль в распространении многих пальм сыграл человек, особенно таких жизненно важных для него, как кокосовая, масличная, финиковая, сахарная и др.

Классификация пальм основывается главным образом на строении гинецея и плода, типе соцветия, характере расположения цветков на осях соцветия, числе кроющих листьев. Большинство современных авторов принимают деление пальм на 9 подсемейств: *корифовые* (Coryphoideae), *фениксовые* (Phoenicoideae), *борассовые* (Borassoideae), *кариотовые* (Caryotoideae), *ниповые* (Nypoideae), *лепидокариевые* (Lepidocaryoideae), *арековые* (Arecoideae), *кокосовые* (Cocosoideae) и *фителефантовые* (Phytelephantoideae). За исключением самого крупного и гетерогенного подсемейства арековых, которое в дальнейшем, очевидно, будет расчленено, все они представляют собой естественные, хорошо различимые группы пальм. Американский пальмолог Гарольд Мур (1973) разделил семейство на 15 крупных групп (без указания их таксономического ранга), представляющих 5 линий эволюции в семействе пальм; 8 из этих групп полностью соответствуют принимаемым подсемействам; остальные 7 групп в совокупности составляют подсемейство арековых, при этом большинство их совпадает (частично или полностью) с отдельными трибами, а группа арекоидных пальм обнимает множество триб в системах классификации пальм. Эти крупные подразделения пальм часто соответствуют тем, которые различает П. Томлинсон (1961) на основании данных сравнительной анатомии.

Большинство веерных пальм принадлежит к подсемейству *корифовых* (Coryphoideae, табл. 52, 53, рис. 235). Оно включает 32 рода и около 330 видов, распространенных в тропических и субтропических областях обоих полушарий. Корифовые образуют северную границу ареала семейства пальм; в южном полушарии они продвигаются на юг до Кордовы в Аргентине (*тритринакс равнинный* — Trithrinax campestris) и Юго-Восточной Австралии (*ливистона южная* — Livistona australis). В Африке, кроме хамеропса, известен лишь монотипный род *висмания* (Wissmania), близкородственный ливистоне, с ограниченным распространением в Северо-Восточной Африке и Южной Аравии. Корифовые встречаются часто в областях с ярко выраженными сезонными контрастами, в саваннах и на сухих известняковых субстратах, но также в болотах и в дождевом тропическом лесу, особенно в восточных тропиках. Они отличаются от других групп пальм комбинацией веерных или гребневеерных индупликатных листьев и обоеполых или реже однополых, но довольно сходных по строению цветков, образующих, как правило, сильно разветвленные метельчатые соцветия с несколькими или многими кроющими листьями. К подсемейству корифовых принадлежат самые примитивные пальмы. В то же время внутри этой группы прослеживаются все основные линии специализации в семействе пальм: от сложных к очень простым соцветиям, от обоеполовости к однополовости, от 2-рядного к 1-рядному и редуцированному околоцветнику, от 3-членности к 2- или 4-членности цветка, от 6 до многих тычинок, от апокарпии к частичной или полной синкарпии или к одноплодолистиковому гинецею, от насекомоопыления к ветроопылению.

Среди представителей подсемейства — многие хорошо известные пальмы, культивируемые как декоративные растения в парках и садах, в оранжереях и жилых помещениях в субтропических и теплоумеренных странах, такие, как хамеропс и трахикарпус, сабаль, ливистона и вашингтония, рапис и ликуала.

Южноамериканские роды тритринакс (с 5 видами) и *хелиокарпус* (Chelyocarpus, с 3 видами, рис. 235) — относительно самые примитивные роды в семействе пальм; их обоеполые цветки приближаются к наименее специализированному типу обоеполых цветков с апокарпным гинецеем. К примитивным пальмам принадлежит также несколько родов двудомных или полигамно-двудомных пальм. Среди них хамеропс (1—2 вида, табл. 52,*2*, рис. 235) и трахикарпус (6—8 видов, Восточная Азия и Гималаи, табл. 52,*1*), азиатский род *рапис* (Rhapis), наиболее известный вид которого изящная *бамбуковая пальма* (Rhapis excelsa) — излюбленное горшечное комнатное растение с тонкими тростниковидными стеблями, образующими рыхлые группы, и пальчатыми листьями, глубоко рассеченными на сегменты, зубчатые на верхушке, а также пальма-дикобраз — рапидофиллум ежеиглый — единственный, медленно вымирающий реликтовый вид американского рода, внесенный в Красную книгу США.

Важнейший представитель подсемейства — род *ливистона* (Livistona). Он насчитывает около 30 видов, произрастающих в тропической и субтропической Азии на север до Южного Китая, архипелага Гото и островов Окиносима и Кюсю, в Новой Гвинее, на Соломоновых островах и в Северной и Восточной Австралии. Виды ливистоны принадлежат к самым краси-

вым пальмам. Они могут быть высотой до 30 м и диаметром 30—50 см и образуют в малезийских дождевых лесах верхний полог. Однако иногда их высота достигает лишь 1,5 м, диаметр стебля всего 2,5 см (*ливистона скудная* — L. exigua на острове Калимантан). Стебель покрыт волокнистыми остатками влагалищ, черешки в нижней половине или по всей длине усажены загнутыми книзу острыми шипами, иногда почти гладкие. Крупные веерные листья разнообразно рассечены, иногда до основания, на сегменты. Наибольшее разнообразие рода в Австралии (свыше 10 видов).

Ликуала (Licuala) — самый крупный род подсемейства, объединяет свыше 100 видов низкорослых пальм, обитающих в подлеске влажных тропических лесов от Азии до Австралии и островов Новые Гебриды. Виды ликуалы выделяются своеобразной формой листовых пластинок. У *ликуалы большой* (L. grandis, остров Новая Британия) они цельные и почти округлые, лишь на самой верхушке разделены на сегменты. *Ликуала карликовая* (L. pumila) с Суматры и Калимантана высотой не более 1,5 м образует короткие колосовидные соцветия и красные, оранжевые или пурпурные плоды. *Ликуала колючая* (L. spinosa) обычна в прибрежных болотах и заболоченных лесах Юго-Восточной Азии.

Замечательный представитель корифоидных пальм — род *вашингтония* (Washingtonia, назван в честь первого президента США Джорджа Вашингтона) имеет всего лишь 2 вида массивных, величественных пальм. В каменистых руслах рек, вблизи ручьев или источников воды, в оазисах пустыни Колорадо, протягиваясь узкой полосой вдоль предгорий Сан-Бернардино в Юго-Восточной Калифорнии и глубоких каньонах в горах Кофа в Западной Аризоне, растет *вашингтония нитеносная* (W. filifera); в пустынных районах Нижней Калифорнии и Соноры (Мексика) — другой вид этого рода — *вашингтония мощная* (W. robusta). Большинство рощ или изолированных групп пальм имеют собственные названия (например, «29 пальм», «12 апостолов»). Наиболее известные и часто посещаемые — рощи вблизи Палм-Спрингс в Пальмовом каньоне. Вашингтония нитеносная имеет колонновидный серовато-коричневый «ствол» высотой до 20—25 м и крупные серовато-зеленые веерные листья на длинных черешках с колючими зубцами по краю; пластинка рассечена на 60 и более поникающих сегментов с многочисленными свисающими нитями, что и нашло отражение в видовом названии. Вашингтония мощная — более высокая и тонкая пальма с более компактной кроной. Оба вида культивируют во многих странах мира, в том числе в СССР.

Среди важнейших представителей подсемейства корифовых в Новом Свете — роды *коперниция* (Copernicia, 30 видов) и *коккотринакс* (Coccothrinax, более 30 видов). Большинство их видов сосредоточено на Кубе. Это характерные компоненты пальмовых саванн, а также зарослей мелколистных колючих кустарников на серпентинитовых возвышенностях. Несколько видов коперниции (3) известно в Южной Америке. Бразильская *восконосная пальма*, или *карнауба* (Copernicia prunifera),— источник ценного твердого растительного воска карнауба, который покрывает листья пальмы с обеих сторон. Другой вид коперниции, образующий воск,— *карандай* (C. alba) встречается в полуаридных областях Парагвая, Восточной Боливии, Северной Аргентины и Юго-Западной Бразилии. Род *сабаль* (Sabal, 20—25 видов) распространен на юге и юго-востоке США, в Мексике и Центральной Америке, на Багамских, Бермудских и Больших Антильских островах, в Колумбии и Венесуэле. Эти пальмы можно встретить на сырых, песчаных и солончаковых почвах по берегам рек и водоемов, в саваннах и на болотах, на морских побережьях. Сабаль пальметто (рис. 235) называют капустной пальмой из-за съедобных почек, которые употребляют в пищу. Древесина этой пальмы служит прочным и негниющим строительным материалом для подводных сооружений.

Род *корифа* (Corypha) — важнейший представитель подсемейства — состоит из 8 видов крупных монокарпических пальм тропической Азии и Северной Австралии. *Корифа зонтоносная* (C. umbraculifera) избрана национальной эмблемой Шри-Ланки. Эта пальма придает живописный вид сингалезскому сельскому ландшафту. Листья корифы используют для покрытия крыши, изготовления вееров, зонтов и плетеных изделий. Их применяли в качестве писчего материала; древние рукописи священных буддистских книг были написаны на полосках из сегментов листьев при помощи металлических перьев и сохраняются уже многие столетия. Эти полоски скреплялись дощечками из твердой древесины, декорированной и отделанной лаком. Наиболее широко распространенный вид *корифа высокая* (C. elata) произрастает в Индии, на Андаманских островах и в более сухих частях Малезии. Растение служит источником крахмала, пальмового вина, спирта.

Очень близко к корифовым, но более специализировано подсемейство *финиксовых* (Phoenicoideae) с единственным родом *феникс*, или *финиковой пальмой* (Phoenix, табл. 54, рис. 236). Феникс легко отличается от остальных пальм индупликатными перистыми листьями, нижние перья которых превращены в ост-

рые шипы. Виды феникса — двудомные пальмы. Мужские и женские цветки отличаются и по внешнему виду. Молодые соцветия окружены предлистом, который вскоре опадает. Цветонос удлиненный и уплощенный, несет на верхушке колосья, обычно собранные в пучки. Мелкие цветки одиночные, расположенные спирально на ветвях соцветия. Цветки с 3 сросшимися чашелистиками и 3 лепестками. Тычинок 6 (редко 3 или 9). Гинецей апокарпный, из 3 плодолистиков. Ягодообразный плод (финик) содержит единственное линейно-продолговатое твердое семя, глубокожелобчатое на брюшной стороне. Ряд анатомических признаков более тесно связывает финиковую пальму с веерными пальмами из подсемейства корифовых, чем с остальными перистыми пальмами. Род феникс включает около 17 видов, распространенных в тропической и субтропической Африке, Аравии, Индии и на острове Шри-Ланка до Малайзии и Суматры, а также на Канарских островах (*финиковая пальма канарская* — P. canariensis, табл. 54,*1*, рис. 236), острове Крит, на Мадагаскаре и Коморских островах (*финиковая пальма отклоненная* — P. reclinata). Феникс — низкие или почти «бесстебельные» пальмы или крупные древовидные растения с одиночными колонновидными «стволами» или образующие поросль. Они растут в засушливых областях, встречаясь вблизи рек, подземных источников воды, в оазисах, болотах, иногда на берегах эстуариев, образуя густые заросли во внутренней зоне мангров (*мангровая финиковая пальма* — P. paludosa).

Собственно *финиковая пальма* (P. dactylifera, рис. 236) — древнейшее культурное растение засушливых субтропических областей Северной Африки, Аравийского полуострова, Южного Ирана, Афганистана и Пакистана до правого берега реки Инд. В диком состоянии она не найдена. В районе Эльче в Юго-Восточной Испании растет огромное количество финиковых пальм в парках и садах, на улицах, среди руин старых зданий. Финиковая пальма была завезена сюда финикийцами свыше 2000 лет назад. О культуре финиковой пальмы известно по крайней мере с IV тысячелетия до н. э. в Шумере и Ассирии, государствах Месопотамии и в Древнем Египте. На развалинах древних храмов, на монетах и печатях, древнеассирийских барельефах часто встречаются изображения финиковой пальмы. Финики в большом числе сохраняются в гробницах египетских фараонов. Финики — основной продукт питания миллионов людей на обширной территории

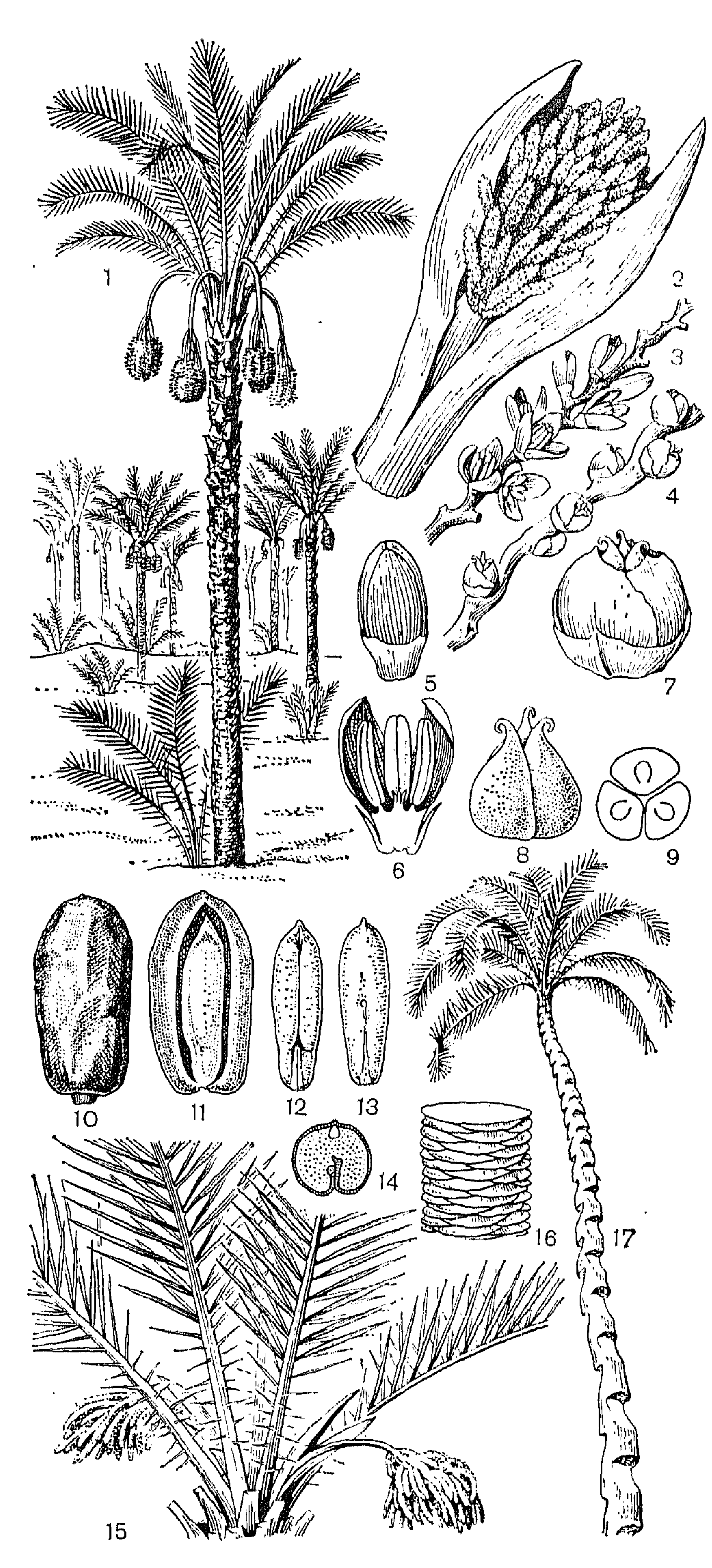


Рис. 236. Пальмы. Подсемейство фениксовые (Phoenicoideae).

Финиковая пальма (Phoenix dactylifera): *1* — общий вид пальмы с плодами; *2* — раскрывающееся мужское соцветие, виден расщепившийся профилл; *3* — фрагмент мужского соцветия; *4* — фрагмент женского соцветия; *5* — мужской цветок; *6* — продольный разрез мужского цветка; *7* — женский цветок; *8* — гинецей; *9* — поперечный разрез завязи; *10* — финик; *11* — продольный разрез плода; *12* — семя, вид с брюшной стороны; *13* — семя, вид со спинной стороны; *14* — поперечный разрез семени. Финиковая пальма отклоненная (P. reclinata): *15* — фрагмент растения с соцветием, нижние перья листа превращены в шипы. Финиковая пальма канарская (P. canariensis): *16* — участок стебля, видны пеньки от опавших листьев. Финиковая пальма лесная (P. sylvestris): *17* — общий вид, стебель с сохраняющимися в течение жизни пальмы зарубками от подсачивания для получения сока.

Северной Африки и Юго-Западной Азии, а в странах, куда они экспортируются,— лакомство. Они сочетают великолепные вкусовые качества с высокой питательной ценностью (62—71% сахара, белки, жиры, витамины). Самые деликатесные «мягкие» финики, крупные, мясистые, полупрозрачные, идут преимущественно на экспорт. Наиболее ценятся арабами «сухие», или «хлебные» финики, мякоть которых высыхает и засахаривается на дереве, наподобие среднеазиатского урюка; они служат для каждодневного питания. Арабы ухитряются готовить из фиников десятки разнообразных блюд, из них пекут хлеб, из сока свежих плодов делают напитки. Размолотые семена идут на корм верблюдам. Из сахаристого сока, получаемого при подсечке стволов, делают пальмовое вино и сахар. Древесину применяют для постройки домов. Во многих областях стебли пальм и черешки листьев служат единственным видом топлива. Листья используют как кровельный материал, из них плетут корзины, шляпы, циновки. Благодаря финиковой пальме стало возможно оазисное земледелие, в ее тени выращивают другие фруктовые деревья. Египтяне, арабы, персы с древнейших времен чтят финиковую пальму, называя ее «благословенным деревом», «королевой пустыни». Основные районы культуры финиковой пальмы приурочены к самым жарким местам земного шара. Египет, Ирак и Иран — ведущие страны по производству фиников. Промышленные плантации финиковой пальмы имеются в пустынных районах Южной Калифорнии и Южной Аризоны. В нашей стране финиковую пальму разводят с 1939 г. в Туркмении (Кизыл-Атрек), где она плодоносит и выдерживает морозы до —14 °С.

Финиковую пальму лесную, или *дикую финиковую пальму* (P. sylvestris, рис. 236), используют и культивируют в Индии как сахароносное растение. Эта высокая пальма с тонким одиночным стеблем и кроной листьев длиной 3—5 м растет в засушливых районах по берегам рек и муссонных потоков, вдоль русел с подпочвенной влагой. Из ее сладкого сока получают пальмовый сахар (до 40 кг за сезон). Многие виды рода феникс выращивают как декоративные растения. Наиболее распространена в субтропических садах и парках (в том числе и на Черноморском побережье Кавказа) финиковая пальма канарская, ствол которой высотой 12—15(20) м несет крону из 150—200 крупных распростертых листьев.

Подсемейство *борассовых* (Borassoideae) — небольшая, но естественная группа — включает 7 родов и около 55 видов крупных двудомных пальм, произрастающих в засушливых областях, в саваннах и реже в дождевых тропических лесах Старого Света от Африки до Новой Гвинеи и, возможно, Северо-Восточной Австралии. Это подсемейство лучше, чем другие, представлено на Африканском континенте. Веерные или гребне-веерные пластинки крупных листьев рассечены на индупликатные сегменты с параллельными жилками. Черешки листьев расщеплены в основании (табл. 55). Соцветия простые, колосовидные или слабо разветвленные, с толстыми сережковидными ветвями; удлиненный цветонос несет несколько кроющих листьев. Цветки заметно диморфные. Мужские цветки с трубчатой чашечкой и черепитчатыми лепестками на удлиненном цветоложе, обычно распростертыми при цветении; женские — более крупные, с черепитчатыми или сросшимися в основании чашелистиками и черепитчатыми лепестками. Гинецей синкарпный, с 3-гнездной завязью и 3 семязачатками. Плод 1—3-семянная костянка. Семя цельное, извилистое и бороздчатое или 2-лопастное. Эндосперм гомогенный или редко руминированный. Несмотря на значительные различия, пальмы из подсемейства борассовых имеют большое сходство с корифоидными пальмами, что позволяет предположить их происхождение от общего «ствола». В то же время ряд признаков (диморфные цветки, синкарпный гинецей) указывают на гораздо большую эволюционную подвинутость подсемейства борассовых.

Самый крупный род подсемейства — *гифена* (Hyphaene) — насчитывает около 30 видов пальм, стебли некоторых из них дихотомически ветвятся или вздутые. Большинство видов произрастает в саваннах или полупустынях тропической и субтропической Африки. Несколько видов известны на Мадагаскаре, в горах Южной Аравии, в Западной Азии, на западном побережье Индии и Шри-Ланки. С незапамятных времен культивировали в Древнем Египте дум-пальму, гифену фивийскую (табл. 54) из-за ее съедобных и имеющих лекарственные свойства плодов, которые найдены в огромном количестве в гробницах фараонов в Фивах. Растет дум-пальма в Северо-Восточной Африке на песчаных почвах в долинах рек от гор Судана, где берет начало Нил, встречаясь в его долине в Верхнем и Среднем Египте. Она отсутствует, однако, на побережье Средиземного и Красного морей, где известны другие виды этого рода с ветвящимся стеблем. *Гифена дихотомическая* (H. dichotoma), которую часто принимают за египетскую дум-пальму, встречается в обилии на западном побережье Индии. *Гифена вздутая* (H. ventricosa) в жарких сухих долинах на юге Замбии имеет стебель, расширенный в верхней половине, и очень похожа на пальму делеб. Твердый

эндосперм зрелых семян этой пальмы — источник растительной «слоновой кости», из которой изготавливают пуговицы, бусы, броши.

Близок к гифене монотипный род *медемия* (Medemia), единственный вид которой *медемия аргун* (M. argun) встречается в оазисах Нубийской пустыни в Судане и Египте. Мелкие коричневато-фиолетовые плоды этой пальмы находят в египетских гробницах так же часто, как финики или плоды дум-пальмы. И хотя медемия была хорошо известна древним египтянам, на территории современного Египта она была открыта совсем недавно, в 1963 — 1964 гг. в двух пунктах Нубийской пустыни в 200 км от Асуана.

Наиболее широко распространенный род подсемейства — *борассус* (Borassus) — включает 7 видов крупных пальм, встречающихся от Западной Африки до Новой Гвинеи и, возможно, в Северо-Восточной Австралии. *Пальмира* (B. flabellifer) — важнейшее экономическое растение, издревле культивируемое в Индии и на острове Шри-Ланка (табл. 55). Эта пальма высотой 18—20 м (иногда до 30 м) с густой кроной голубовато-зеленых листьев обеспечивает людей почти всем необходимым. Пальмира является основным источником тодди — напитка, популярного в тропической Азии. В течение года подсачиванием соцветия от каждой пальмы получают 300—400 л сока, из которого приготавливают вино, сахар, спирт, уксус. Плоды, мягкие незрелые семена, проростки употребляют в пищу. Листья — прекрасный кровельный материал; их используют также для плетения всевозможных изделий. До наших дней сохранились древнейшие рукописи на полосках листьев пальмиры. Волокно, извлекаемое из оснований листьев и околоплодника, применяют для изготовления щеток, веревок, грубой одежды. Древесина — прочный строительный материал, устойчивый к морской воде.

Сейшельская пальма (Lodoicea maldivica, известна также как L. sechellarum, табл. 52, рис. 237) — единственный вид рода *лодоицея* (Lodoicea) — может соперничать по своей известности с ливанским кедром или секвойей Калифорнии. Родина ее — Сейшельские острова. Этот реликтовый вид встречается на склонах холмов и в долинах на двух древних гранитных островах — Праслен и Курьез. Места произрастания сейшельской пальмы объявлены заповедниками. Основание ствола сейшельской пальмы, имеющее форму луковицы, сидит в чаше диаметром около 80 см и глубиной до 0,5 м. Эта суживающаяся книзу чаша из лигнифицированной ткани, похожей на скорлупу кокосового ореха, пронизана множеством овальных отверстий, которые снаружи заканчиваются трубочками — через них корни проникают в землю, не прикрепляясь к чаше. Такие гнезда прочны и сохраняются в течение столетий. Это необычайно медленно растущее дерево образует сережковидные мужские соцветия длиной 1—2 м. Мелкие мужские цветки в пучках по 20—30 погружены в ямки на оси соцветия. Цветки каждой ямки раскрываются неодновременно, поэтому цветение растения растягивается на 8—10 лет. Крупный плод массой 13—18 кг созревает 7—10 лет. Волокнистый мезокарпий (толщиной не более 2,5 см) покрывает 2-лопастную «косточку», содержащую крупное 2-лопастное семя. Некоторые плоды имеют 2 или иногда 3 семени и достигают массы свыше 45 кг. Желеобразный эндосперм незрелых семян со временем твердеет. Семя прорастает 1—1,5 года. Молодое растение получает питательные вещества из эндосперма в течение 3—4 лет. Уникальные плоды сейшельской пальмы, а точнее, их необычной формы 2-лопастные эндокарпии стали известны людям задолго до открытия самого растения. Их находили выброшенными морскими течениями на побережьях островов Индийского океана, в частности Мальдивских островов, Явы, Суматры. В Европе они известны со средних веков и высоко ценились. Происхождение и необычная форма плодов получали фантастические объяснения, плодам приписывали магическую силу. Жидкость в плоде считали противоядием от всех ядов. Монархи и принцы, стремясь приобрести эти чудодейственные плоды, готовы были платить огромные деньги. «Орехи», подобранные туземцами, считались собственностью королей, и всякого, кто утаивал их, убивали или отрубали ему руки. На протяжении столетий плоды сейшельской пальмы были предметом диковинных вымыслов и легенд. Чудодейственные свойства «ореха» были развенчаны в середине XVIII в., когда при обследовании острова Праслена французы обнаружили сейшельскую пальму. Сейчас это растение культивируют в жарких странах. Желеобразная мякоть его плода считается лакомством. Из твердого эндокарпия изготавливают посуду, кухонную утварь, ковши для вычерпывания воды в пирóгах и т. д. Листья служат кровельным материалом, молодые листья идут на плетение шляп, корзин.

Подсемейство *кариотовых* (Caryotoideae) — одна из самых своеобразных групп пальм — состоит из 3 родов и около 35 видов монокарпических пальм, встречающихся от Индии и Шри-Ланки до островов Рюкю, Соломоновых островов и Северо-Восточной Австралии, главным образом в областях с обильными осадками и на небольших высотах. Представители этой группы отличаются от остальных пальм своими перистыми или дважды перистыми (ка-

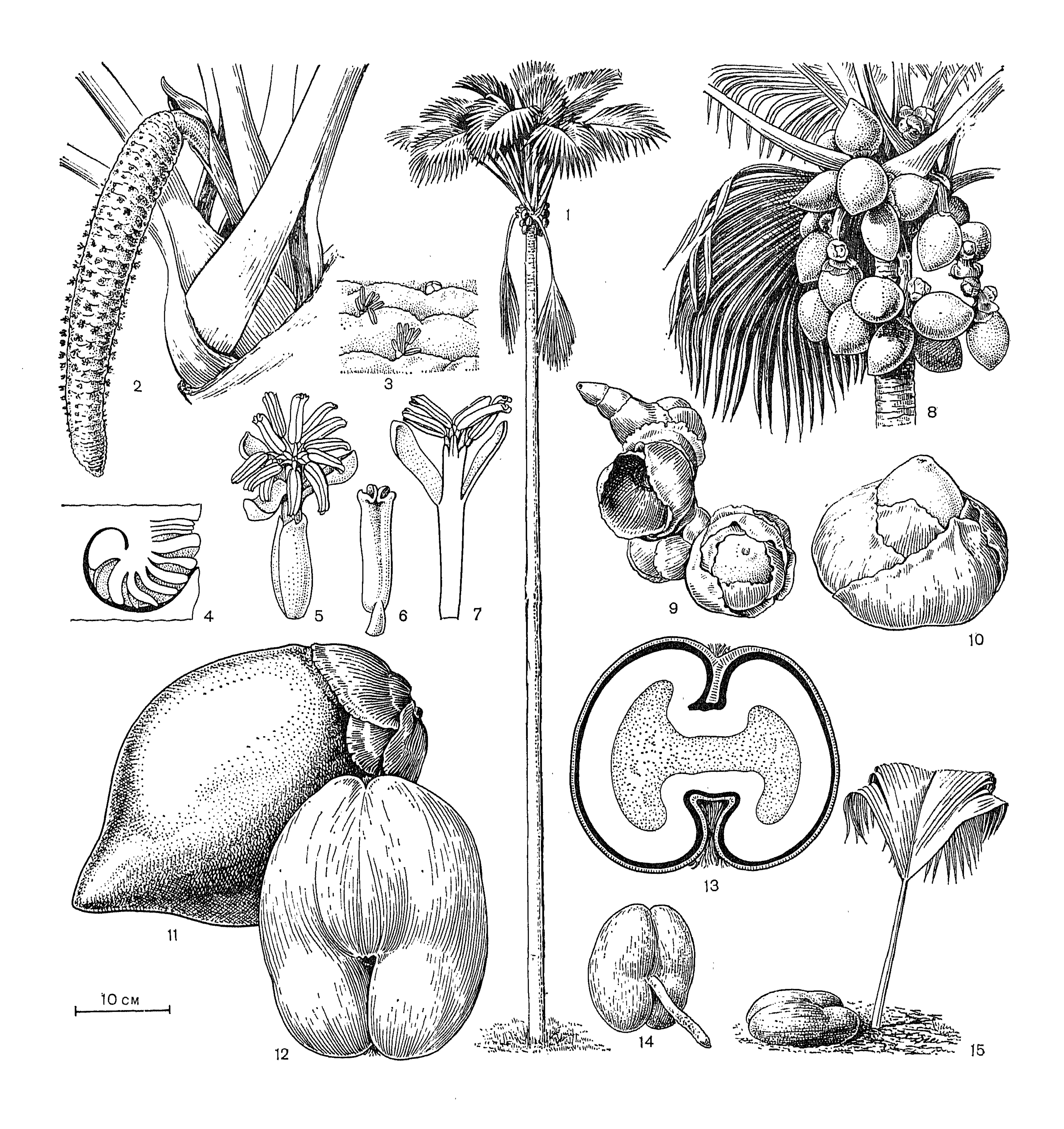


Рис. 237. Сейшельская пальма (Lodoicea maldivica):

1 — общий вид; *2* — мужское соцветие; *3* — фрагмент мужского соцветия с выступающими из прицветников цветками; *4* — радиальный разрез мужского соцветия, виден пучок мужских цветков (завиток), заключенный в ямку на утолщенной оси соцветия; *5* — мужской цветок; *6* — тычинка; *7* — продольный разрез мужского цветка; *8* — часть женского растения с плодами; *9* — фрагмент женского соцветия; *10* — женский цветок; *11* — плод; *12* — двухлопастный эндокарпий с заключенным в нем семенем; *13* — продольный разрез плода и семени; *14* — проросший плод; *15* — молодое растение с одним листом.

риота) листьями, индупликатные перья или перышки которых с жилками, расходящимися от основания или иногда от средней жилки и заканчивающимися в зубцах вдоль края; верхушки их обычно округлые, клиновидные или усеченные и зубчатые. Листья кариотовых, внешне индупликатные, анатомически сходны с листьями редупликатного типа. Эти пальмы выделяются также необычным способом цветения. Соцветия обычно образуются базипетально — от верхушки стебля вниз, реже акропетально. Стебель затем отмирает. Цветонос несет несколько кроющих листьев; соцветие состоит из многочисленных простых свисающих ветвей, но у некоторых видов кариотовых соцветия колосовидные. Цветки обычно в триадах из 2 мужских и 1 женского, или соцветия однополые (аренга, валлихия), и их в узле несколько: центральное — женское, боковые — мужские. Мужские цветки с 3 черепитчатыми или сросшимися чашелистиками и 3 створчатыми или сросшимися в основании и створчатыми наверху крупными ладьевидными лепестками. Тычинок от (3) 6 до почти 250. Гинецей синкарпный, из 3 плодолистиков; завязь 3—1-гнездная, с 3—1 семязачатками. Плод 1—3-семянный: сочный мезокарпий с обильными игловидными кристаллами оксалата кальция, эндокарпий тонкий. Расположение цветков в триадах и их строение, а также присутствие кристаллов и ряд других признаков сближают кариотовые с подсемейством арековых.

Род *аренга* (Arenga) — самый примитивный род подсемейства. Известно около 17 видов аренги в Индии, Юго-Восточной Азии, на Филиппинских, Каролинских островах, островах Рождества, Ару, Кай и Новая Гвинея. Самый холодостойкий вид *аренга Энглера* (A. engleri) произрастает на островах Тайвань и Рюкю. Виды аренги низкие, иногда не более 60 см (*аренга карликовая* — A. nana), или высокие, стройные, одностебельные или многостебельные пальмы, покрытые черными волокнистыми влагалищами, с кроной темно-зеленых (часто серебристых снизу) перистых листьев. Из всех видов аренги наибольшее практическое значение имеет *сахарная пальма*, или *пальма гомути* (A. pinnata, также известна как A. saccharifera, рис. 238). Это важнейшее экономическое растение азиатских тропиков. Одиночные стебли сахарной пальмы высотой 6—12 (18) м одеты войлоком черных, похожих на конский волос волокон листовых влагалищ. Остатки более крупных проводящих пучков

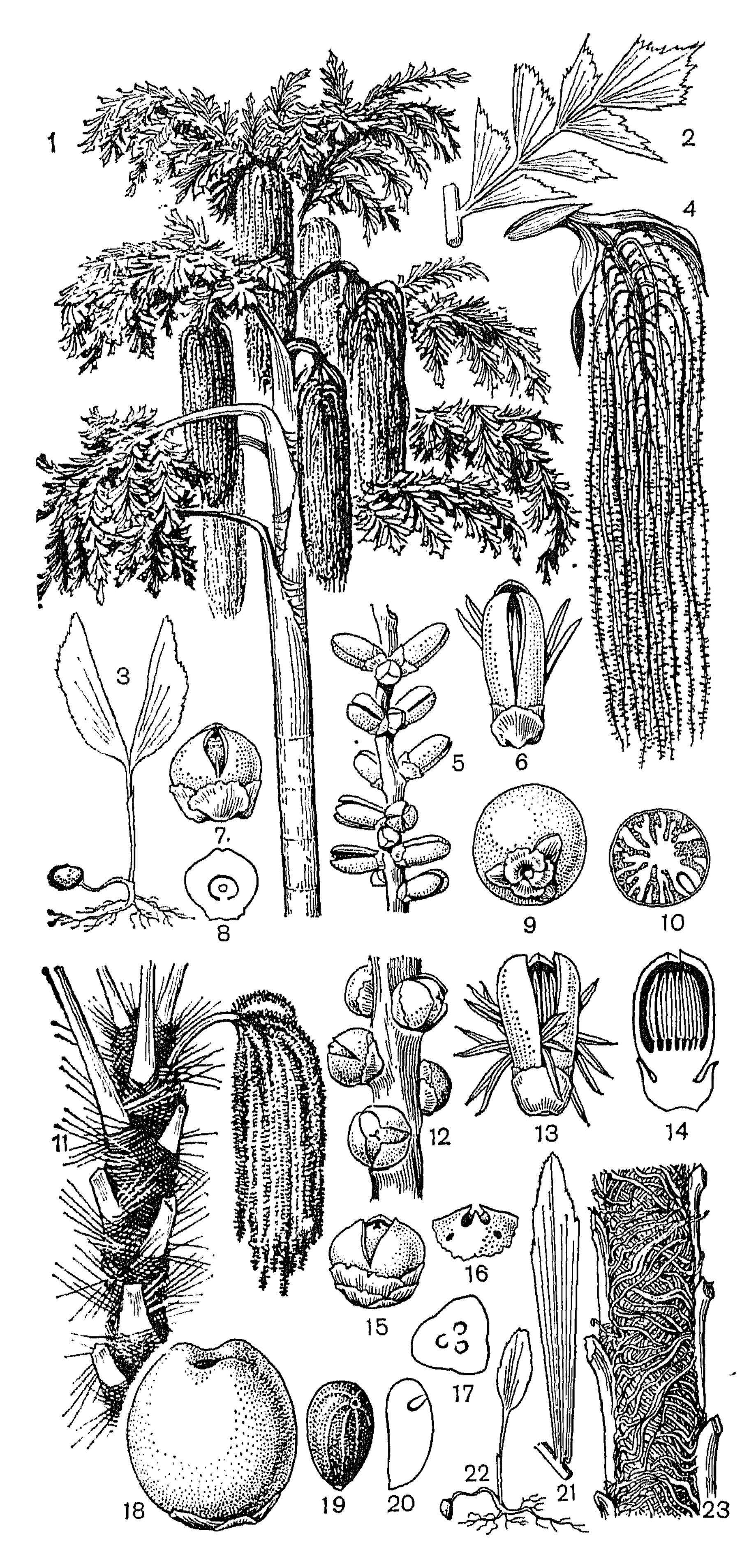


Рис. 238. Пальмы. Подсемейство кариотовых (Caryotoideae).

Кариота жгучая, или винная пальма (Caryota urens): *1* — общий вид цветущей пальмы; *2* — фрагмент дважды перистого листа; *3* — проросток; *4* — соцветие с кроющими листьями; *5* — фрагмент соцветия, цветки в триадах из двух боковых мужских цветков и центрального женского; *6* — мужской цветок; *7* — женский цветок, виден стаминодий; *8* — продольный разрез гинецея; *9* — плод; *10* — поперечный разрез семени. Сахарная пальма (Arenga pinnata): *11* — общий вид пальмы с плодами; *12* — фрагмент женского соцветия; *13* — мужской цветок; *14* — продольный разрез мужского цветка; *15* — женский цветок; *16* — верхняя часть гинецея, видны рыльца и поры септальных нектарников; *17* — поперечный разрез завязи; *18* — плод; *19* — семя; *20* — продольный разрез семени; *21* — фрагмент перистого листа; *22* — проросток. Валлихия двурядная (Wallichia disticha): *23* — участок стебля с остатками черешков и влагалищами, видно двурядное расположение листьев.

выступают из черной волокнистой массы, как длинные, гибкие иглы. В этом мощном волокнистом покрове поселяются эпифитные растения. В пору старения пальма приобретает такой лохматый, «неопрятный» вид, что ее вряд ли можно назвать величественной и стройной. Сахарная пальма встречается во влажных тропических лесах Юго-Восточной Азии. Родиной ее является, очевидно, Малайский архипелаг, в других же районах она натурализовалась. Культивируют сахарную пальму издревле по всей тропической Азии из-за сока, который получают подсачиванием мужских соцветий. При ферментации сока получают вино (тодди), спирт, уксус. Пальмы, малопродуктивные для получения сахара, срубают, извлекая из крахмалистой сердцевины стебля саго. Прочное и не гниющее в воде волокно — один из самых важных промышленных продуктов сахарной пальмы. Листья — кровельный материал. Древесину и черешки листьев используют в строительстве. Сок пальмы и настой из корней обладают лечебными свойствами, их туземные жители применяют для лечения ряда заболеваний.

Род *кариота* (Caryota) отличается от всех остальных пальм своими уникальными листьями. Виды кариоты — высокие пальмы (до 20—25 м, как *кариота Румфа* — C. rumphiana или *кариота но* — C. no) или кустарниковые растения с крупными красиво рассеченными листьями. Точное число видов пока неизвестно (полагают, что их около 12); в культуре они гибридизируют. Ареал кариоты простирается от Шри-Ланки и Северо-Восточной Индии через Юго-Восточную Азию до Соломоновых островов, Новой Гвинеи и Северо-Восточной Австралии. Виды кариоты — одни из наиболее быстрорастущих пальм, но также самые короткоживущие. Средняя продолжительность жизни одноствольной кариоты всего 20 лет. Первые соцветия появляются в пазухах верхних листьев. Соцветия из многочисленных свисающих ветвей напоминают огромный подрезанный лошадиный хвост. У *кариоты одноколосой* (C. monostachya), стебли которой не превышают 1 м, а диаметр равен всего 2,5—3 см, соцветия простые, колосовидные.

Кариота жгучая, или *винная пальма* (табл. 55, *3*, *4*, рис. 238),— экономически важное растение в Индии. Ствол ее высотой 12—18 м несет крону из нескольких крупных, изящно изогнутых листьев длиной 5—6 м. Растет эта пальма в Индии, Бирме, Непале и на Шри-Ланке, поднимаясь в Гималаях на высоту до 1525 м. Мякоть плода из-за присутствия многочисленных игловидных кристаллов оксалата кальция обжигающая — отсюда и видовое название пальмы. Из сока соцветий получают вино, сахар, из сердцевины ствола добывают саго. Древесину используют в строительстве. Основания листьев — источник прочного волокна, из которого изготавливают щетки и веревки,— настолько крепкие, что их применяли для связывания диких слонов. Часто культивируется в тропических странах и обычна в оранжерейных коллекциях *кариота нежная* (C. mitis) — изящная пальма, образующая компактные пучки невысоких стеблей. Ареал ее тянется от Бирмы до полуострова Малакка, Калимантана и Филиппинских островов. Она растет обычно во вторичных лесах.

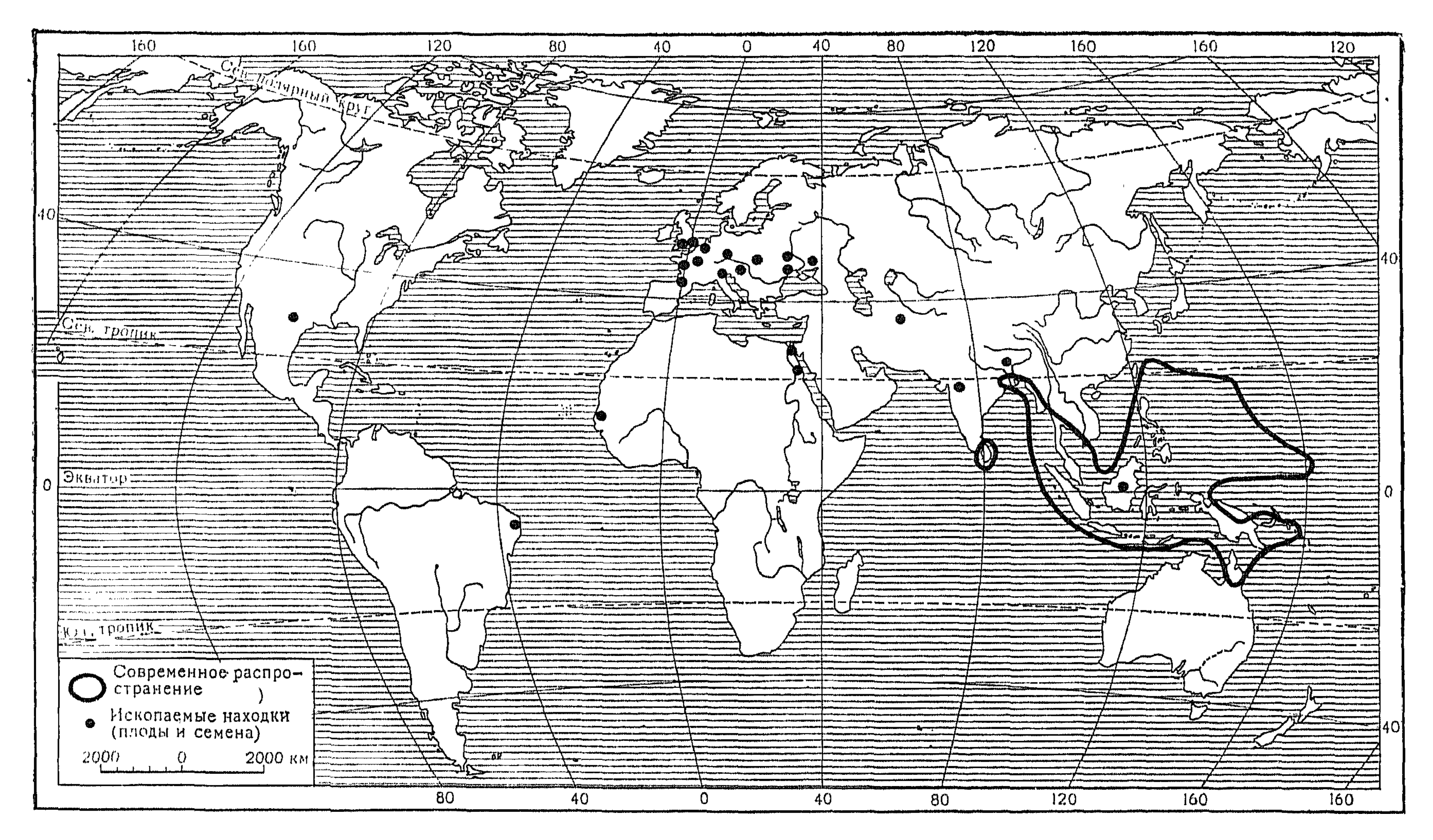
Самый эволюционно подвинутый род подсемейства кариотовых — *валлихия* (Wallichia) — встречается в Восточных Гималаях, Южном Китае и Индокитае (рис. 238). Виды валлихии (их известно 6) — невысокие или среднего размера пальмы. Они образуют, как правило, мужские и женские соцветия; последние обычно верхушечные и с более жесткими ветвями, чем боковые мужские соцветия.

Род *нипа* (Nypa), отличающийся от остальных пальм необычайным своеобразием, составляет отдельное подсемейство *ниповых* (Nypoideae, рис. 239). *Мангровая пальма*, или *нипа кустистая* (N. fruticans), — единственный вид этого рода — образует густые заросли, протянувшиеся на сотни километров в эстуариях и на илистых берегах рек от Шри-Ланки и дельты Ганга до Австралии, Соломоновых островов и островов Рюкю. Нипа, ограниченная в настоящее время восточными тропиками, имела в прошлом гораздо более широкое распространение (карта 14). Облик нипы неповторим. Ее выделяют ползучие подземные стебли, часто дихотомически ветвящиеся, образующие пучки ярко-зеленых блестящих листьев с мощными удлиненными цилиндрическими черешками. Широкие основания листьев пронизаны воздушными полостями, соединяющимися с крупными воздушными полостями корней. На нижней поверхности многочисленных жестких перьев, правильно расположенных вдоль рахиса, вдоль средней жилки расположены заметные блестящие чешуи. Соцветия этой однодомной пальмы, возникающие в пазухах листьев,—метелки необычного типа. Женские цветки плотно скучены в шаровидную головку, которая заканчивает главную ось соцветия. Ниже ее имеется 7—9 боковых ветвей, разветвляющихся на оси 2—6-го порядка, каждая боковая ветвь заканчивается густым колосом мужских цветков. Предлист и стерильный кроющий лист на цветоносе заключают все соцветие. Кроющие листья, имеющиеся в основании ветвей, покрывают не только те ветви, которые поддерживают, но и все последующие. Тем самым соцветие оказывается покрытым слоями трубчатых кроющих



Рис. 239. Нипа кустистая, или мангровая пальма (Nypa fruticans):

1 — общий вид пальмы с плодами; *2* — соцветие с верхушечной головкой женских цветков и боковыми колосьями мужских цветков, видны многочисленные кроющие листья; *3* — головка женских цветков; *4* — фрагмент мужского соцветия; *5* — мужской цветок; *6* — продольный разрез мужского цветка; *7* — чашелистик мужского цветка; *8* — лепесток мужского цветка; *9* — андроцей; *10* — расположение пыльников на колонке из сросшихся нитей и связников (поперечный разрез); *11* — женский цветок; *12* — женский цветок (гинецей удален); *13* — плодолистик; *14* — продольный разрез плодолистика; *15* — головка плодов; *16* — плод; *17* — продольный разрез плода; *18* — поперечный разрез плода; *19*, *20* — семя; *21* — проросший плод с выступающей плюмулой; *22* — продольный разрез проросшего плода, видны плюмула (*а*), выступающая до отделения плода от головки, и гаусторий (*б*); *23* — проросток; *24* — дихотомическое ветвление корневища.



Карта 14. Современное распространение и ископаемые находки рода нипа.

щих листьев, которые защищают развивающиеся цветки от затопления солоноватой водой во время высоких весенних приливов. Мужские и женские цветки сидячие, расположены по спирали. Чашелистики и лепестки свободные, сходные. Мужские цветки не имеют рудиментов гинецея, женские — лишены стаминодиев. Тычинок 3, нити и связники соединены в массивную колонку. Пыльники удлиненные, открываются продольными щелями. Женские головки состоят почти из 30 тесно скученных цветков, спирально и неправильно расположенных в 6—7 вертикальных рядах из 4—5 цветков каждый. Гинецей апокарпный, из 3(4) крупных асимметричных плодолистиков, которые быстро разрастаются и при цветении сильно превышают околоцветник. Плодолистик нипы, чашевидной формы, с крупным воронковидным рыльцевым отверстием, обнаруживает ряд признаков примитивных цветковых растений и является уникальным в семействе пальм.

Местами нипа играет значительную роль в жизни туземного населения, являясь источником для получения вина, сахара, спирта, соли, съедобного эндосперма, волокна. Листья нипы — превосходный кровельный материал; листочки идут на плетение, а сухие черешки — топливо и поплавки для рыболовных сетей.

Подсемейство *лепидокариевых* (Lepidocaryoideae) охватывает около 22 родов и 665 видов, которые наиболее обильно представлены в восточных тропиках от Шри-Ланки, Индии и Китая до Фиджи и Западного Самоа; 2 рода (маурития и *лепидокариум* — Lepidocaryum) ограничены западным полушарием. Африканские представители лепидокариевых немногочисленны (5 родов), но включают 3 рода, которые рассматриваются как примитивные из-за обоеполых цветков, а 2 рода встречаются также в Новом Свете (рафия) или в восточных тропиках (каламус). Представители этого подсемейства ограничены наиболее влажными тропическими областями, где выпадают обильные осадки, и встречаются часто в болотах. Лепидокариевые легко отличаются от остальных пальм гинецеем и плодами, покрытыми черепитчатыми чешуями. Листья редупликатно перистые, перистонервные или редко веерные или гребневеерные. Цветки обоеполые или однополые, но, как правило, довольно сходные по строению; они расположены одиночно или в моноподиальных парах. Виды этого подсемейства — часто колючие пальмы; облик их разнообразен — от «бесстебельных» растений до высоких древовидных форм или лазающих лиан (рис. 240, 241). Среди лепидокариевых имеются однодомные и двудомные пальмы, поликар-

пики и монокарпики. Соцветия крупные и метельчато разветвленные или короткие и мало разветвленные. Цветонос часто приросший в основании или на большом расстоянии к оси или к влагалищу вышележащего листа. Цветки в пазухах прицветников, двурядно расположенных на веточках соцветия. Чашелистики сросшиеся в 3-лопастную или 3-зубчатую чашечку; лепестков 3, свободные, створчатые или сросшиеся в основании и створчатые сверху; тычинок обычно 6 или 20 или более (у рафии) и 70 (у *эвгейссоны* — Eugeissona). Гинецей синкарпный, из 3 плодолистиков, завязь полностью или не полностью 3-гнездная. Плод обычно 1—3-семянный.

Род *метроксилон* (Metroxylon) — важнейший представитель этого подсемейства, включает 8 (по другим данным 15) видов. Многие из них ограничены одним, редко двумя тихоокеанскими островами, встречаясь на Соломоновых островах, острове Бугенвиль, Новых Гебридах, Фиджи, Самоа и Каролинских островах. Гораздо шире распространена *саговая пальма* (M. sagu, включая *метроксилон Румфа* — M. rumphii, рис. 240), которая является основным источником саго. Она встречается от Новой Гвинеи и Молуккских островов, где растет в диком состоянии и культивируется, до Таиланда, в Индонезии и на полуострове Малакка с древних пор известна в культуре в деревнях и в настоящее время встречается там в полудиком состоянии. Для папуасов, населяющих низинные болота Новой Гвинеи, крахмал, извлекаемый из сердцевины стеблей саговой пальмы, служит основным продуктом питания и кормом для домашних животных. Он заменяет рис в Западной Малезии в пору перед сбором урожая. Это однодомная монокарпическая пальма с подземным корневищем и многочисленными стеблями образует обширные заросли в болотистых низменностях, почти лишенных наземной растительности, вторгаясь в заброшенные рисовые поля и занимая плохо дренированные участки земли. Саговая пальма образует огромные верхушечные метельчатые соцветия. Двурядно расположенные ветви третьего порядка, напоминающие по виду початки кукурузы, несут плотно расположенные в пазухах прицветников пары цветков — мужской и обоеполый. При цветении первыми открываются мужские цветки, а через некоторое время — обоеполые. Эту пальму срубают до начала цветения, когда сердцевина стебля содержит максимальное количество крахмала. Извлеченную из стебля мягкую сердцевину многократно промывают. Саго, получаемое продавливанием крахмальной пасты через сито на горячую металлическую пластинку, экспортируют во многие страны. Жители Молуккских островов и Новой Гвинеи готовят из крахмала муку, из которой выпекают хлебные лепешки. Крупные листья саговой пальмы служат кровельным материалом. Стебли и черешки листьев используют при постройке домов, изгородей и перегородок.

Род *рафия* (Raphia) насчитывает около 20 (по другим данным 30) видов однодомных монокарпических пальм, ограниченных в своем распространении главным образом тропической Африкой, за исключением 2 видов на Мадагаскаре и в тропической Америке. Виды рафии — обитатели болот, заболоченных лесов, затопляемых низин, образующие густые чистые насаждения, где почва покрыта ковром дыхательных корней — пневматофоров, выступающих из воды или ила, подобно мангровым растениям. Дыхательные корни развивает большинство видов рафии, исключение составляет *рафия королевская* (R. regalis), обитающая на склонах и вершинах холмов и в дождевых лесах от Нигерии до Конго. Виды рафии — одностебельные или с многочисленными стеблями пальмы высотой 8—12 м, иногда почти «бесстебельные» (как *рафия суданская* — R. sudanica). Листья перистые, крупные. Мощные, ветвистые соцветия, возникающие в пазухах редуцированных листьев на вершине стебля, прорываясь через влагалище, свисают вниз. Конечные веточки, часто уплощенные, несут в основании женские цветки, на верхушке — мужские. Пальмы образуют большое количество плодов, похожих на шишки.

Рафия муконосная (R. farinifera, рис. 241) — одна из самых крупных рафий с мощным стеблем высотой до 10 м, одетым панцирем из неопадающих оснований листьев, на которых селится множество эпифитных растений. Встречается она в болотах, по берегам рек, в сырых лесах от уровня моря до высоты 1500 м в тропической Восточной Африке и на Мадагаскаре. Из молодых нераскрытых листьев этого растения получают мягкое волокно, известное под названием «мочало-рафия» и широко применяемое в садоводстве как подвязочный материал. Из листовых влагалищ *рафии Хукера* (R. hookeri), *рафии пальма-пинус* (R. palma-pinus) добывают прочное волокно — западноафриканскую пиассаву, из которой изготавливают жесткие метлы, щетки, циновки. Рафия Хукера, винная пальма, широко распространенная от Гвинеи до Камеруна, на юг до Габона и, вероятно, до Анголы,— источник получения пальмового вина, которое добывают, пробуравливая стебли над верхушечной почкой. *Рафию винную* (R. vinifera), «бамбуковую пальму» дельты реки Нигер, несмотря на ее название, напротив, мало используют для получения вина. Стебли этой пальмы, применяемые для по-

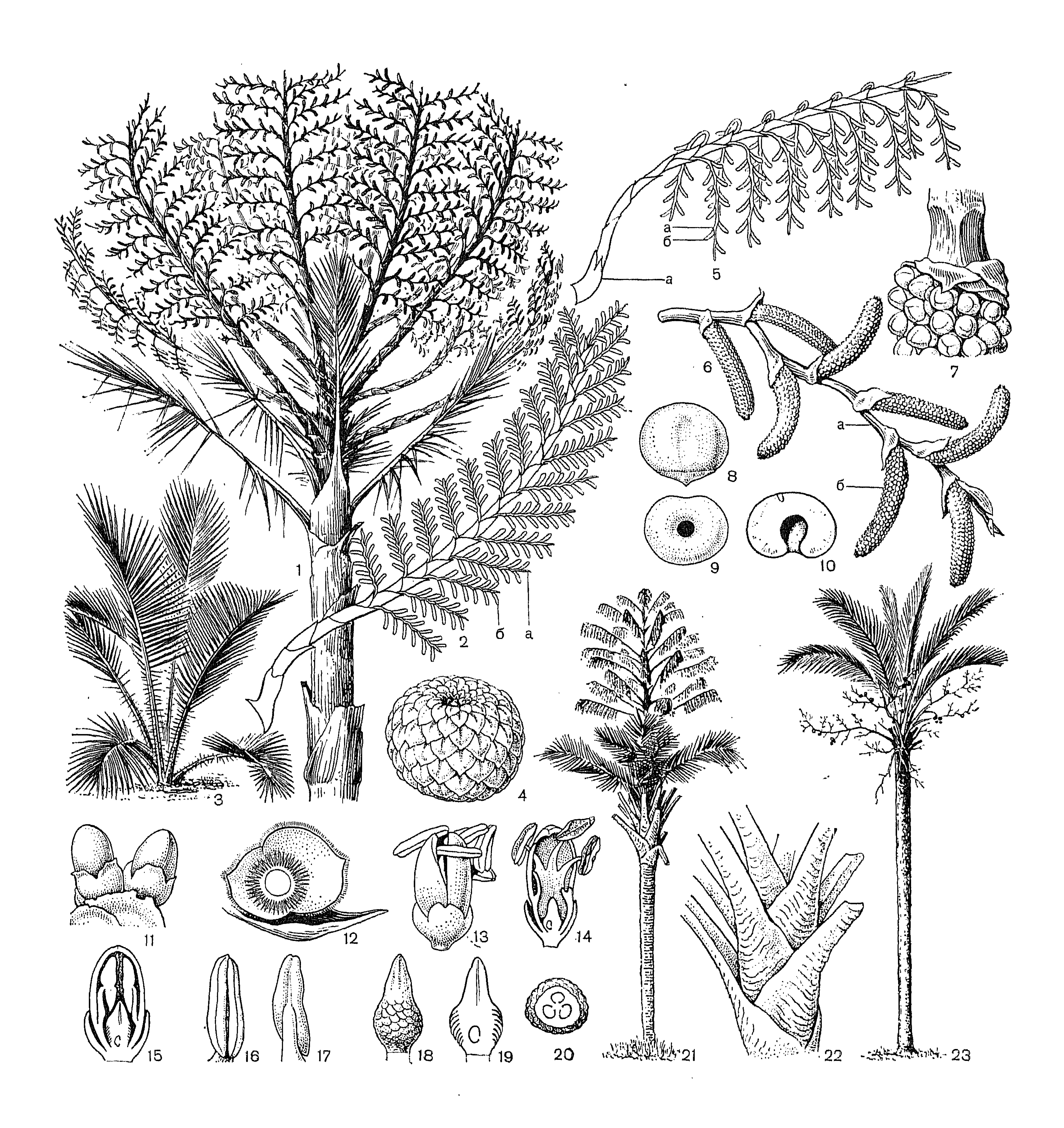


Рис. 240. Род метроксилон (Metroxylon).

Саговая пальма (Metroxylon sagu): *1* — общий вид цветущей пальмы с верхушечным метельчатым соцветием; *2* — фрагмент соцветия, ветвь 1-го порядка, *а* — ветвь 2-го порядка, *б* — ветвь 3-го порядка, несущая цветки; *3* — боковой побег, развившийся в основании стебля; *4* — плод. Метроксилон фиджийский (M. vitiense): *5* — фрагмент соцветия, ветвь 1-го порядка, *а* — ветвь 2-го порядка, *б* — ветвь 3-го порядка, несущая цветки; *6* — фрагмент соцветия, ветвь 2-го порядка (*а*), *б* — ветвь 3-го порядка, несущая цветки; *7* — основание ветви 3-го порядка; *8*, *9* — семя; *10* — продольный разрез семени, виден зародыш. Метроксилон Варбурга (M. warburgii): *11* — расположение цветков в моноподиальных парах из обоеполого и мужского цветка на конечных веточках соцветия; *12* — прицветнички, окружающие основание цветков; *13* — мужской цветок; *14* — продольный разрез мужского цветка, виден пистиллодий; *15* — продольный разрез обоеполого цветка; *16*, *17* — тычинка из обоеполого цветка; *18* — гинецей; *19* — продольный разрез гинецея; *20* — поперечный разрез завязи. Метроксилон соломонский (M. salomonense): *21* — общий вид цветущей пальмы с верхушечным соцветием; *22* — основания листьев. Метроксилон тонгский (M. amicarum): *23* — общий вид цветущей пальмы с боковыми соцветиями.

стройки домов, срубают и в течение нескольких дней просушивают. Листья рафий — кровельный материал.

Более половины родов и $^3/_4$ всех видов лепидокариевых составляют ротанговые пальмы (рис. 241). Род *каламус* (Calamus) — самый крупный род ротанговых пальм. Виды каламуса произрастают в дождевых лесах тропической Африки, Азии, на островах Малайского архипелага до Австралии, Соломоновых островов, островов Фиджи и Филиппинских островов до Тайваня. Наибольшего числа видов и многообразия род достигает в тропических лесах на полуострове Малакка и на островах Малайского архипелага. На острове Калимантан несколько видов каламуса поднимаются в горы на высоту до 3000 м. *Каламус ежевидный* (C. erinaceus) — обычное растение мангровых болот. Подавляющее большинство видов — лазающие лианы; известны также прямостоячие кустарниковидные пальмы или почти «бесстебельные», как *каламус карликовый* (C. pygmaeus) — самый маленький вид рода, встречающийся на вершинах гор Калимантана. Диаметр стебля у лазающих пальм варьирует от 7—9 см у крупного малайского ротанга *каламуса манан* (C. manan) до всего 2—3 мм у *каламуса яванского* (C. javensis). У различных лазающих видов каламуса имеются либо плетевидные продолжения листовой пластинки, либо хлыстовидные стерильные соцветия, снабженные когтевидными шипами с утолщенными основаниями и острыми изогнутыми верхушками (рис. 241). Они часто соединены латерально, образуя 3—5-пальчатые шипы, расположенные мутовчато на плетях. Трубчатые влагалища, как и другие части растения, очень колючие, усажены одиночными или собранными в пучки или мутовки шипами и колючками. Уже благодаря им стебель легко цепляется за опору. В основании черешка имеется коленчатое вздутие. Виды каламуса — двудомные растения. Они образуют боковые соцветия, часто колючие, со стерильными колючими верхушками. Кроющие листья неопадающие, трубчатые или редко расщепленные, покрывают цветонос и основание ветвей первого порядка. Тонкие веточки соцветия с воронковидно трубчатыми прицветниками.

Род *демоноропс* (Daemonorops), близкий каламусу,— второй по величине род ротанговых пальм. Хотя центр его максимального развития совпадает с центром максимального раз-

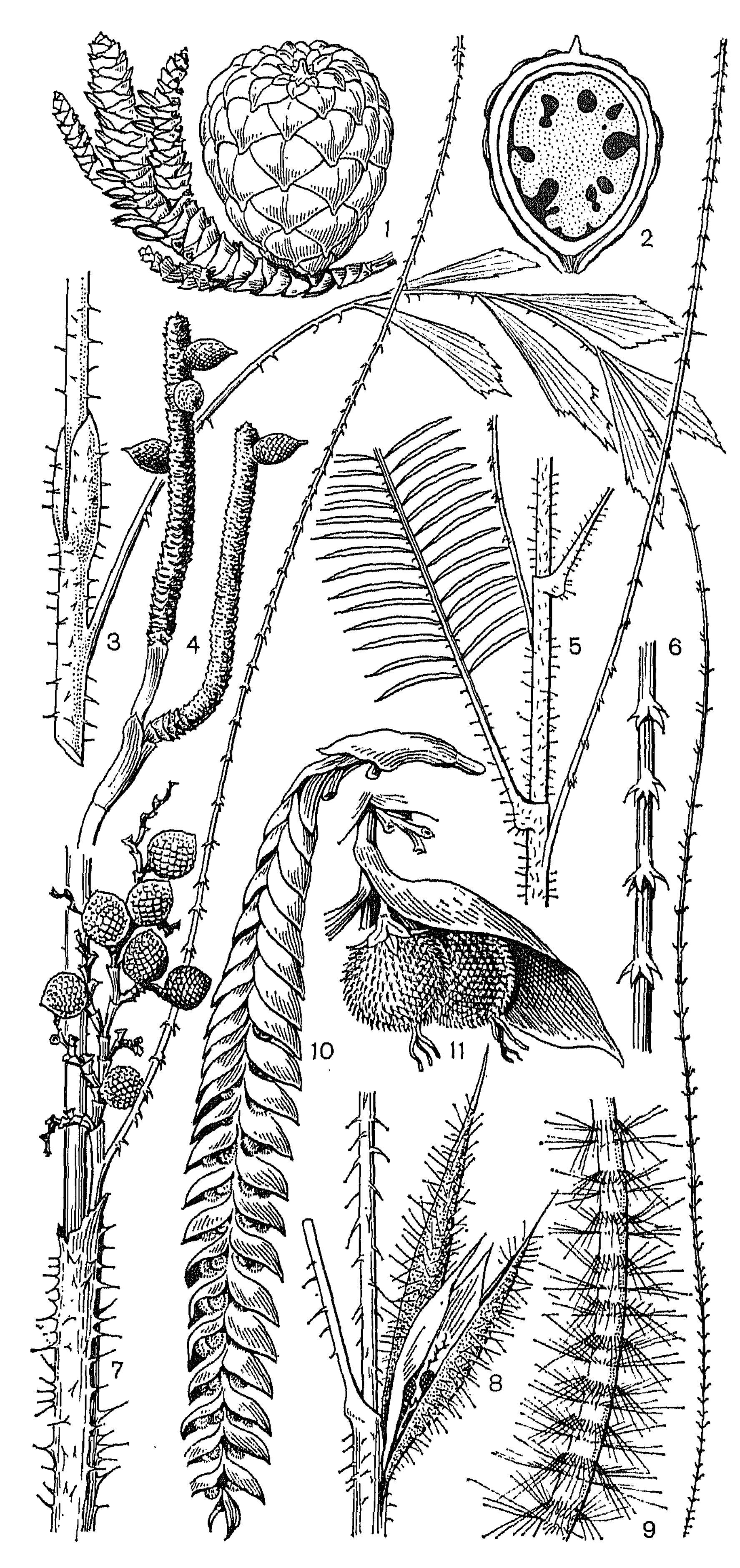


Рис. 241. Пальмы. Подсемейство лепидокариевых (Lepidocaryoideae).

Рафия муконосная (Raphia farinifera): *1* — ветвь соцветия с плодом и мужскими цветками в верхней части; *2* — продольный разрез плода. Корталсия ладьеносная (Korthalsia scaphigera): *3* — фрагмент стебля с перистым листом, заканчивающимся плетевидным колючим усиком (cirrus); видна охрея; *4* — фрагмент соцветия, видны плоды. Каламус (Calamus sp.): *5* — часть стебля с хлыстовидным колючим стерильным соцветием (flagellum), прикрепленным сбоку вышележащего листового влагалища, видно коленчато вздутое основание черешка; *6* — когтевидные шипы на стерильном соцветии. Каламус Хюгеля (C. huegelianus): *7* — фрагмент бокового соцветия со стерильной колючей хлыстовидной верхушкой, видны плоды. Демоноропс табачный (Daemonorops tabacinus): *8* — фрагмент женского соцветия с крупным колючим кроющим листом. Демоноропс ложно-удивительный (D. pseudomirabilis): *9* — двойные кольца шипов на листовых влагалищах. Плектокомия ассамская (Plectocomia assamica): *10* — фрагмент женского соцветия; *11* — молодые плоды, покрытые прицветником.

вития каламуса (Суматра, Калимантан, полуостров Малакка), демоноропс имеет гораздо более ограниченное распространение в тропической Азии, отсутствует в Австралии и Африке. Большинство видов этого рода — колючие лианы тропических лесов, лазающие при помощи плетевидных продолжений листовых пластинок, реже это кустарниковидные растения или почти «бесстебельные» пальмы. В отличие от каламуса соцветия демоноропса короткие, лишенные когтевидных шипов, стерильные соцветия не образуются. Кроющие листья опадают, за исключением самого наружного, который в некоторых случаях сохраняется долгое время (рис. 241).

Гибкие прочные стебли видов каламуса и демоноропса, известные как «ротанг», «ротанговый тростник», «испанский камыш», ввозят в Европу, США, страны Азии. Сбор ротангов в тропическом лесу — тяжелый и опасный труд. Стебли подрезают у земли и отделяют от деревьев, к которым они подвешены колючими плетями, затем очищают их от влагалищ и разрезают на куски, каждый длиной около 5 м, сворачивают их и связывают в пучки. Обычно стебли расщепляют на полоски для плетения сидений стульев, корзин, поясов. Более толстые стебли применяют нерасщепленными для изготовления плетеной мебели, тростей. *Каламус манан* (C. manan) — один из самых важных мебельных ротангов. Экономически важны *каламус голубовато-серый* (C. caesius), который также культивируют в полосах, прорубленных в лесу, и *каламус тростевой* (C. scipionum) с длинными междоузлиями, он служит для изготовления тростей. Туземное население с давних пор широко использует ротанги. Стебли ротангов применяют для плетения циновок, ковров, корзин, штор. Они заменяют веревки, канаты для причала судов, используют их для изготовления веревочных лестниц, поводков, висячих мостов через ущелья. Некоторые виды демоноропса (особенно *демоноропс драконов* — D. draco) — источники «драконовой крови» — темно-красной смолы, выделяющейся между чешуями плода; их применяют при изготовлении лаков.

Род *салакка* (Salacca) насчитывает более 10 видов почти «бесстебельных» колючих двудомных пальм, образующих обширные заросли в горных болотах (на высоте более 1500 м) в тропической Азии (рис. 231). Этот род отличается от всех остальных пальм необычным расположением соцветия, выступающим через щель на спинной стороне влагалища листа. Такой тип заложения и развития почки соцветия, как у салакки, не известен у других цветковых растений. Вегетативные почки, образующие боковые побеги, расположены почти супротивно листу. Внепазушное расположение вегетативных почек известно у других родов ротанговых пальм (например, демоноропса и корталсии). Салакка съедобная растет в диком состоянии и культивируется в Индонезии из-за своих колючих плодов, желтоватая кисло-сладкая мякоть которых по вкусу напоминает яблоко.

Роды *маурициия* (Mauritia) и *лепидокариум* (Lepidocaryum) — двудомные пальмы тропических областей Нового Света. Род маурициия насчитывает 16 (по другим данным, 6, 9—10) видов древовидных пальм с тонкими или мощными, гладкими или колючими, колонновидными стеблями, распространенных в северной части Южной Америки и в Тринидаде. *Маурициия извилистая* (M. flexuosa) — одна из самых величественных амазонских пальм. Колонновидный стебель высотой до 25 м и более несет крону крупных гребне-веерных листьев, глубоко рассеченных на сегменты со свисающими вниз верхушками. Встречается в обилии в основном в чистых насаждениях на болотах или периодически затопляемых землях в бассейне рек Амазонки и Ориноко и их притоков, заходя в предгорья Восточных Анд, а также в затопляемых саваннах Тринидада. Эта пальма издавна занимает важное место в жизни индейцев, населяющих болотистые районы Амазонской области, являясь для них «деревом жизни». Плоды маурициии с маслянистой мякотью — их основная пища. Из них готовят прохладительный напиток и варенье, добывают пищевое масло. Листья — кровельный материал. Их также используют для многих других целей. Из эпидермиса молодых листьев получают волокно для веревок, рыбных снастей; из сердцевины стебля — крахмал. В поваленных стеблях прорубают отверстия, через которые вытекает сладкий сок. На разрушенных стеблях пальмы поселяются жирные личинки жука, которые индейцы употребляют в пищу как деликатес. Корни пальмы используют в народной медицине.

Самое крупное подсемейство пальм — *арековые* (Arecoideae) — объединяет около 115 родов и 1100 видов, произрастающих в тропических областях обоих полушарий. Листья у них редупликатно перистые или реже перистонервные. У большинства видов влагалища листьев трубчатые, образующие ниже кроны «цилиндр» на верхушке стебля. Лист опадает целиком, оставляя на гладком стволе лишь кольцевые рубцы. Соцветия, образующиеся в кроне или ниже, обычно с 1—2 (реже больше) кроющими листьями. Цветки однодомные или редко двудомные, одиночные или в вертикальных рядах (рис. 242), в триадах из женского и двух боковых мужских или в парах в результате редук-

ции триад. Цветки обычно с 3 чашелистиками, 3 лепестками. Мужские цветки с 3—6 или многочисленными тычинками и рудиментом гинецея. Женские цветки с маленькими стаминодиями. Гинецей синкарпный из 3 плодолистиков или псевдомономерный; завязь 3- или 1-гнездная. Плод обычно односемянный, эндокарпий перепончатый, тонкодеревянистый или почти костяной, лишенный пор.

Псевдофеникс (Pseudophoenix) — единственный род подсемейства с обоеполыми цветками; на верхушках веточек соцветия помещаются немногочисленные мужские цветки с сильно редуцированным гинецеем (рис. 242). Этот род замечателен необычно удлиненным основанием цветка, вытянутым в тонкую ножку, способом прикрепления пыльника, а также уникальным строением листа, нижняя поверхность которого несет многочисленные складки из крупных пучков волокон, в желобках между гребнями расположены устьица. Виды псевдофеникса встречаются от Флориды, Багамских островов, Кубы, Гаити, Моны и Доминики до побережья Юкатана и Британского Гондураса. Они растут на хорошо дренированном песке и пористом известняке на морских побережьях и сухих известняковых холмах и скалах среди ксерофильной растительности.

Спиральное расположение одиночных цветков в сильно разветвленном соцветии и некоторые анатомические особенности связывают псевдофеникс с группой пальм, распространенных в высокогорьях Анд в Южной Америке (цероксилон), на острове Робинзон-Крузо (монотипный род хуания), а также на Мадагаскаре и Коморских островах (*лувелия* — Louvelia, *равенея* — Ravenea). Эти двудомные пальмы приспособлены к сезонным осадкам и условиям горного леса в поясе туманов, американские роды — к сравнительно холодному климату.

Один из самых замечательных представителей подсемейства — род *цероксилон*, или *восковая пальма* (Ceroxylon), объединяет более 15 видов пальм, произрастающих на крутых, обрывистых склонах Анд на высоте более 1500 м от Венесуэлы и Колумбии до Перу и Боливии. Стройные, колонновидные «стволы» этих пальм высотой иногда до 60 м покрыты воском, с чем и связано название рода (от греч. keros — воск

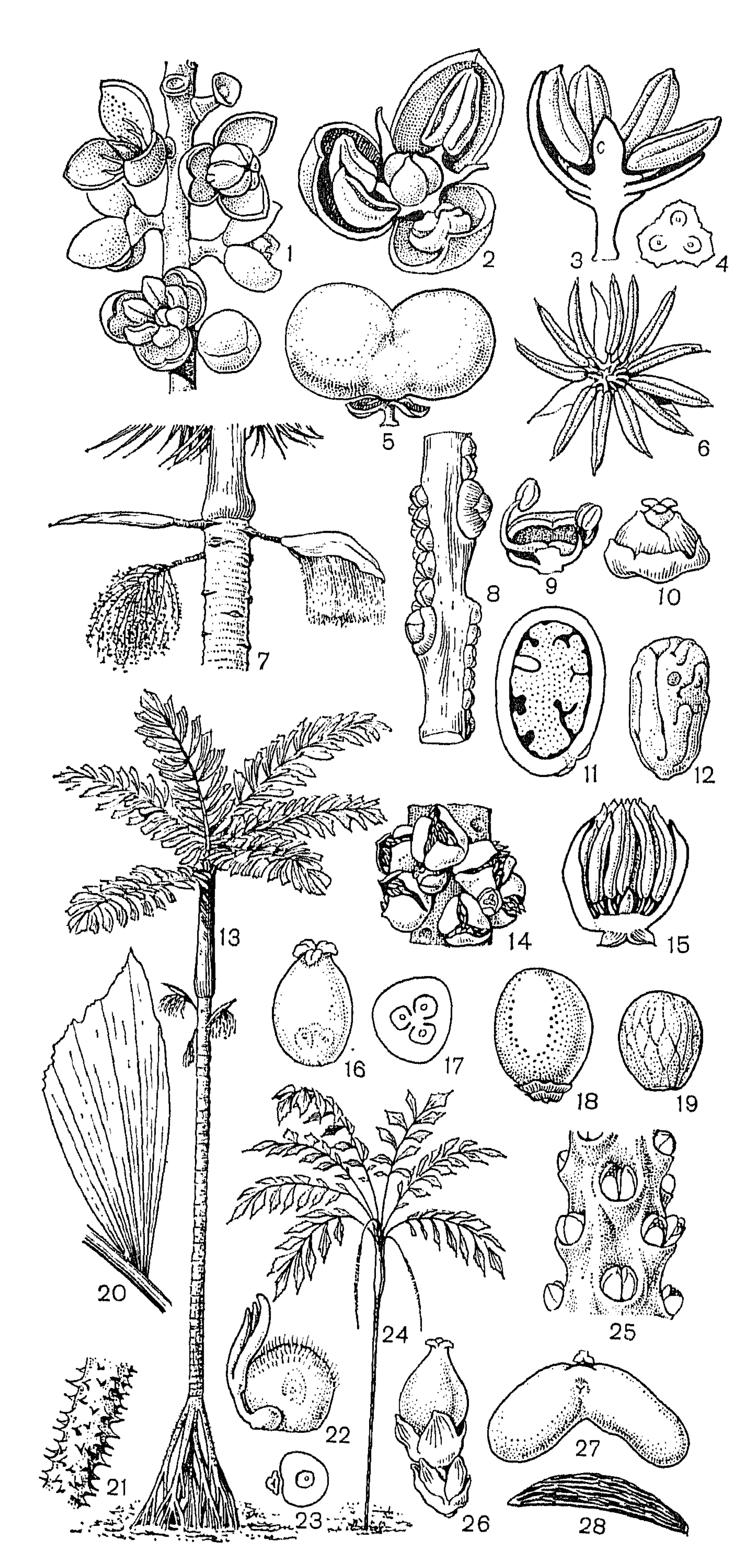


Рис. 242. Пальмы. Подсемейство арековых (Arecoideae).

Псевдофеникс Саржента (Pseudophoenix sargentii): *1* — фрагмент соцветия с мужскими цветками; *2* — обоеполый цветок; *3* — продольный разрез обоеполого цветка; *4* — поперечный разрез завязи; *5* — двусемянный плод. Цероксилон высокогорный (Ceroxylon alpinum): *6* — мужской цветок. Гиофорба Фершафельта (Hyophorbe verschaffeltii): *7* — верхняя часть стебля с соцветиями ниже кроны, на цветоносах видны рубцы от опавших кроющих листьев. Синехантус Варшевича (Synechanthus warscewiczianus): *8* — фрагмент соцветия, цветки в вертикальных линиях (нижний женский); *9* — продольный разрез мужского цветка; *10* — женский цветок; *11* — продольный разрез плода; *12* — семя. Сократея обнаженнокорневая (Socratea exorrhiza): *13* — общий вид пальмы, в основании стебля видны ходульные корни; *14* — часть соцветия с триадами цветков — центральный женский, боковые мужские; *15* — продольный разрез мужского цветка; *16* — гинецей; *17* — поперечный разрез завязи; *18* — плод; *19* — семя; *20* — перо перистого листа; *21* — фрагмент ходульного корня с шипами — видоизмененными боковыми корнями. Веттиния пятерная (Wettinia quinaria): *22* — псевдомономерный гинецей с одним фертильным плодолистиком, ниже слева — стерильное гнездо; *23* — поперечный разрез завязи. Подококкус Бартера (Podococcus barteri): *24* — общий вид; *25* — часть соцветия с мужскими цветками; *26* — женский цветок; *27* — двусемянный плод; *28* — семя.

и xylon — древесина). *Цероксилон киндьоский* (C. quindiuense) — самая высокая пальма в мире — выбран национальной эмблемой Колумбии. Растет он в ущелье Киндьо, западнее Боготы, на восточном склоне на высоте до 3000 м; тысячи пальм были срублены здесь из-за воска. На западном же склоне этого ущелья в полосе кофейных плантаций произрастает *цероксилон высокогорный* (C. alpinum, рис. 242) — одна из самых известных восковых пальм.

Особую группу в подсемействе представляют роды хамедорея, гиофорба и близкие роды, составляющие трибу *хамедореевых* (Chamaedoreeae). Неотропический род *хамедорея* (Chamaedorea, более 100 видов) — самый крупный род этой группы — представлен невысокими изящными тенелюбивыми пальмами с тонкими тростниковидными стеблями и цельными, 2-лопастными на верхушке или перистыми листьями (рис. 242). Некоторые виды хамедореи — лианы с длинными тонкими стеблями, взбирающиеся на деревья с помощью листьев, верхние перья которых расставлены и видоизменены в отогнутые назад крючковидные шипы. Ареал рода тянется от Мексики до Перу и Бразилии. Виды хамедореи — двудомные пальмы. Это прекрасные декоративные растения с необыкновенно разнообразными листвой, размерами, общим габитусом. Их выращивают в оранжереях и комнатах. *Хамедорея изящная* (C. elegans) — одно из самых популярных комнатных растений.

Виды рода гиофорба (Hyophorbe), включая *маскарену* (Mascarena),— эндемичные пальмы Маскаренских островов, часто культивируются в тропических странах. *Гиофорба бутылочная* (H. lagenicaulis, табл. 56, *2*) имеет вздутый в основании стебель, который кверху резко суживается. Жесткие перья немногочисленных листьев расположены вертикально, перекрываясь краями и открывая мощный рахис листа. Эта пальма известна в диком состоянии только на острове Маврикий. Виды гиофорбы принадлежат к числу исчезающих пальм. По сообщению Г. Мура (1979), имеется всего 4—5 дикорастущих экземпляров *гиофорбы Фершафельта* (H. verschaffeltii, рис. 242) на острове Родригес и единственный экземпляр *гиофорбы горькостебельной* (H. amaricaulis) на острове Маврикий. Более широко распространена *гиофорба индийская* (H. indica). Она имеет горькую «капусту» и растет на острове Реюньон на почти недоступных скалах или на землях, непригодных для сельского хозяйства. Известна серия небольших популяций этой пальмы, насчитывающих менее 500 экземпляров.

Виды *королевской пальмы* (Roystonea) принадлежат к числу самых красивых и величественных пальм в мире. Хотя эти пальмы известны давно и широко распространены в культуре, точное число видов и их распространение до сих пор неясно. Известно более 10 видов (по другим данным, 17), встречающихся в Южной Флориде, на Багамских и Антильских островах, в Гондурасе и в Восточной Венесуэле. Это крупные растения высотой до 40 м и более с серыми гладкими колонновидными «стволами» и красивой кроной дуговидно изгибающихся перистых листьев с многочисленными блестящими перьями, расположенными в одной или нескольких плоскостях. Кубинская *королевская пальма* (R. regia, табл. 57, *1*, *2*) украшает герб Кубы. Это самая широко распространенная пальма, которую можно встретить на Кубе повсюду. Королевская пальма образует рощи, растет по берегам рек, в долинах и на холмах, поднимаясь обычно на высоту не более 300 м, вдоль дорог и между плантациями сахарного тростника. Кубинскую королевскую пальму и другие виды этого рода часто культивируют в тропических странах. Это хорошо известные пальмы авенид. Симметричные ряды этих величественных пальм украшают бульвары и проспекты тропических городов.

Род *арека* (Areca) насчитывает около 50 видов однодомных пальм в Индо-Малезии до Соломоновых и Филиппинских островов и Северо-Восточной Австралии. *Арека катеху*, или *бетелевая пальма* (A. catechu, табл. 56, *3*, рис. 243),— одно из самых важных экономических растений в тропиках Старого Света. Эта стройная пальма с гибким тонким стеблем высотой 12—18 (30) м, несущим крону из 8—12 перистых листьев длиной до 2 м, зацветает на 4—7-м году жизни, образуя сильно разветвленное соцветие в основании зеленого «цилиндра» на вершине стебля. Плоды односемянные, величиной с куриное яйцо, с толстым волокнистым мезокарпием; созревают около 8 месяцев, меняя окраску от зеленой до оранжево-желтой или красной. Семена содержат танины и алкалоиды, из которых самый важный — ареколин, имеющий токсические свойства, арекондин и др. Мелко нарезанные ломтики семян входят в состав бетелевой жвачки вместе с бетелем (Piper betle) с добавлением гамбира (Uncaria gambir) и негашеной извести; эту жвачку используют миллионы людей в тропической Азии и Африке. При жевании полость рта, язык, десны, обильно выделяющаяся слюна окрашиваются в кроваво-красный цвет. Семена применяют также в медицине, особенно в ветеринарии, и для окрашивания тканей. Ради семян бетелевую пальму широко культивировали с древних времен в тропической Азии, на всех островах Индийского и Тихого океанов. Она неизвестна в диком состоянии. В качестве центров происхождения бетелевой пальмы пред-

полагались различными ботаниками Зондские острова, Малайя и Филиппинские острова. Другие виды ареки, например *арека трехтычинковая* (A. triandra, Индия, полуостров Малакка), применяют как заменители семян бетелевой пальмы.

Близкий к ареке род *пинанга* (Pinanga) — самый крупный род подсемейства арековых в Старом Свете. Виды пинанги — невысокие или крошечные пальмы с тонкими одиночными или многочисленными стеблями и перистыми или цельными 2-надрезными на верхушке листьями — обильны в подлеске влажных низинных и горных лесов от Индии до Новой Гвинеи, доходя на севере до Тайваня.

Род *геонома* (Geonoma, рис. 243) насчитывает 75 или более видов невысоких тенелюбивых и влаголюбивых пальм с тонкими тростниковидными стеблями; они часто образуют обширные заросли в подлеске влажных низинных и горных тропических лесов. Некоторые виды поднимаются в Андах на высоту до 3000 м и более. Центр максимального развития геономы — Западная Колумбия и прилегающая Центральная Америка с распространением в Анды Венесуэлы и Перу. Второй центр концентрации видов лежит в Юго-Восточной Бразилии, в штате Рио-де-Жанейро, в прибрежных дождевых лесах. Геонома — единственный род группы с псевдомономерным гинецеем.

Подсемейство *кокосовые* (Cocosoideae) объединяет около 28 родов и более 580 видов перистых пальм, ограниченных западным полушарием, за исключением масличной пальмы и юбеопсиса в Африке и пантропической кокосовой пальмы. Виды этого подсемейства приспособлены к более холодному, более сухому и сезонному климату. Они встречаются в саваннах, в сухих кампосах и серрадос, покрывающих обширные территории Бразилии, или в дождевых тропических лесах на низких или средних высотах. Виды кокосовых — низкорослые или «бесстебельные» пальмы с ползучими и подземными стеблями, лазающие лианы или высокие древовидные растения с одиночным стеблем или многостебельные, иногда очень колючие или с зубцами и шипами на черешках (рис. 244—246). Соцветия просто разветвленные или колосовидные. Цветонос образует короткий предлист, открытый на верхушке, обычно вклю-

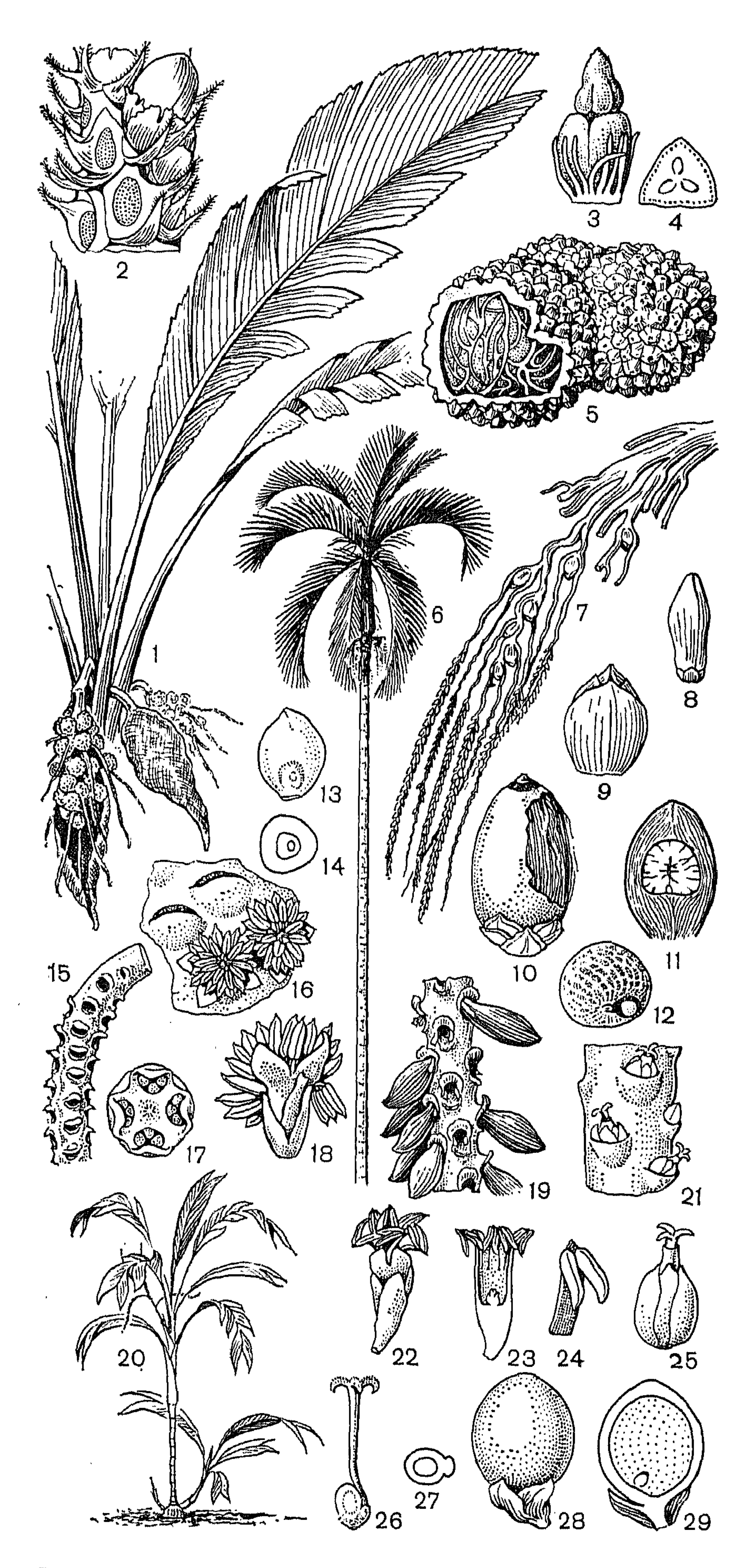


Рис. 243. Пальмы. Подсемейство арековых (Arecoideae).

Маникария мешконосная (Manicaria saccifera): *1* — общий вид пальмы с плодами; *2* — фрагмент соцветия с мужскими цветками, видны рубцы от мужских цветков, прицветнички и прицветники; *3* — гинецей и стаминодии; *4* — поперечный разрез завязи; *5* — трехсемянный плод, на продольном разрезе видно семя. Арека катеху, или бетелевая пальма (Areca catechu): *6* — общий вид; *7* — фрагмент соцветия, в основании — женские цветки, в верхней части — мужские цветки; *8* — мужской цветок; *9* — женский цветок; *10* — плод; *11* — поперечный разрез плода; *12* — семя. Арека Ланглуа (Areca langloisiana): *13* — продольный разрез псевдомономерного гинецея; *14* — поперечный разрез завязи. Велфия Георга (Welfia georgii): *15* — фрагмент соцветия; *16* — то же, увеличено; верхушки лепестков и тычинки мужских цветков, выступающие из ямок; *17* — поперечный разрез соцветия, видны триады цветков, погруженные в ямки на оси соцветия; *18* — мужской цветок. Астерогина Мартиуса (Asterogyne martiana): *19* — часть побега с плодами. Геонома немногоцветковая (Geonoma pauciflora): *20* — общий вид. Геонома прерывистая (G. interrupta): *21* — часть соцветия в женской фазе цветения; *22* — мужской цветок; *23* — продольный разрез мужского цветка, виден пистиллодий; *24* — тычинка; *25* — женский цветок; *26* — продольный разрез псевдомономерного гинецея, видно стерильное гнездо; *27* — поперечный разрез завязи; *28* — плод; *29* — продольный разрез плода.

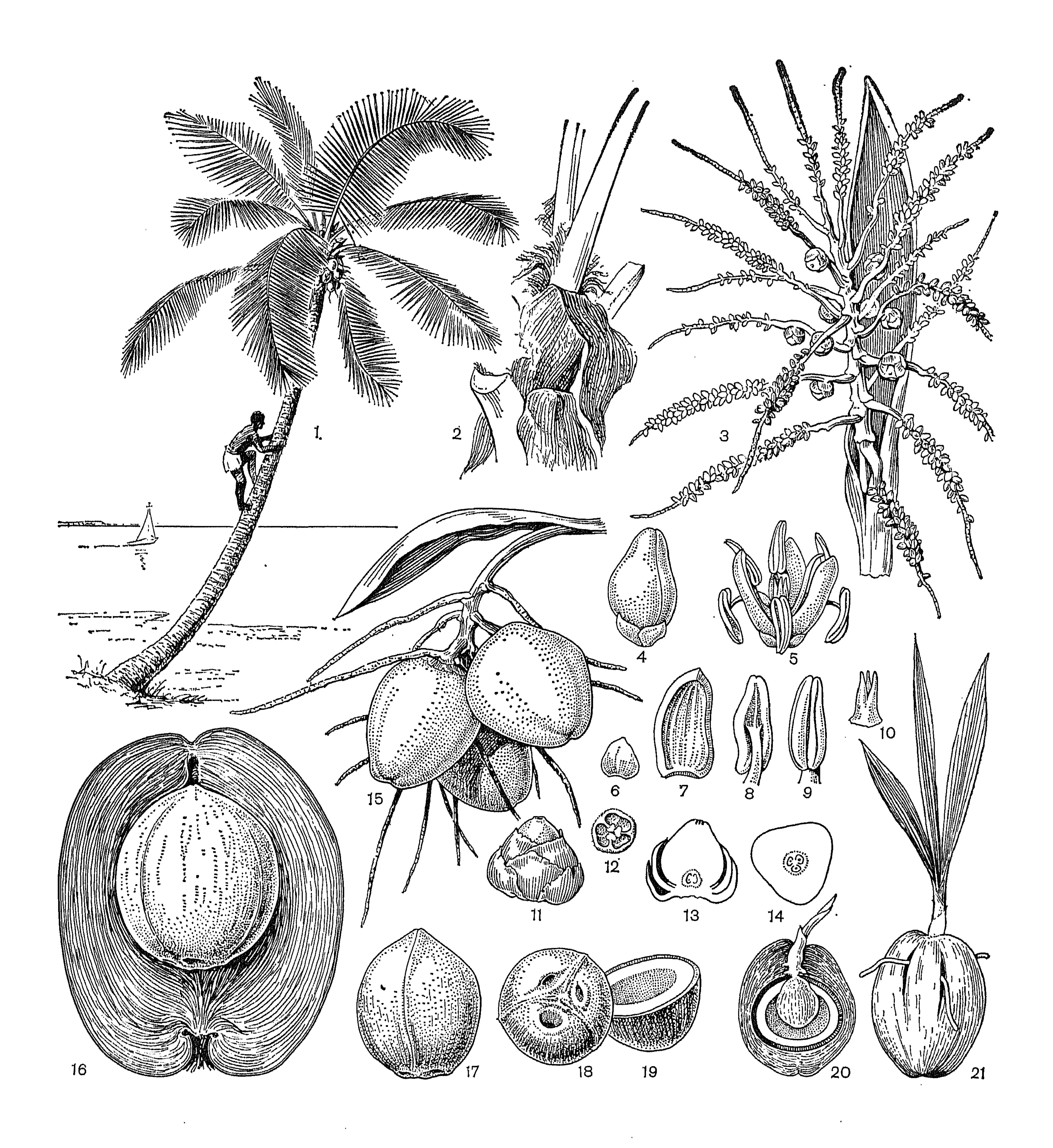


Рис. 244. Кокосовая пальма (Cocos nucifera):

1 — общий вид пальмы с плодами; *2* — листовые влагалища; *3* — соцветие; *4* — бутон мужского цветка; *5* — мужской цветок; *6* — чашелистик мужского цветка; *7* — лепесток мужского цветка; *8*, *9* — тычинка; *10* — пистиллодий; *11* — женский цветок; *12* — рыльца; *13* — продольный разрез цветка; *14* — поперечный разрез завязи; *15* — плоды; *16* — продольный разрез плода; *17* — эндокарпий; *18* — проростковые поры; *19* — поперечный разрез эндокарпия и семени; *20* — прорастающий кокосовый орех, продольный разрез, виден гаусторий; *21* — проросший кокосовый орех.

ченный в листовое влагалище, и гораздо более крупный волокнистый, перепончатый или деревянистый и тогда часто глубокобороздчатый, неопадающий или поздно опадающий стерильный кроющий лист, окружающий соцветие и расщепляющийся при цветении. Цветки обычно в триадах из двух боковых мужских и центрального женского в нижней части ветвей соцветия, выше триад — мужские цветки в парах или одиночные, или соцветия могут быть мужскими и женскими, или мужскими и обоеполыми на том же растении. Мужские цветки с 3 свободными, черепитчатыми или сросшимися чашелистиками и 3 створчатыми лепестками, с 6 или более тычинками и обычно с рудиментарным гинецеем. Женские цветки, как правило, крупнее мужских, с 3 свободными или сросшимися чашелистиками, 3 черепитчатыми или сросшимися лепестками, со свободными или сросшимися стаминодиями. Гинецей синкарпный, из 3—7 плодолистиков; завязь 3—7-гнездная. Плод 1—7-семянный, в основании с неопадающим околоцветником. Эндокарпий толстый, костяной, с 3 или более проростковыми порами в основании, середине или в верхней части. Присутствие пор в твердом эндокарпии отличает кокосовые от всех других подсемейств пальм. Семя имеет гомогенный или руминированный, часто полый эндосперм.

К подсемейству кокосовых относится целый ряд важнейших пальм, из плодов и семян которых добывают пальмовое масло. Из них кокосовая и масличная пальмы — растения первостепенной экономической важности, главные источники пальмового масла.

Монотипный род *кокос* (Cocos) получил свое название от португальского слова «coco», что означает «обезьяна». Так называли кокосовые орехи матросы экспедиции Васко да Гамы из-за своеобразного сходства эндокарпия с обезьяньей мордой. *Кокосовая пальма* (C. nucifera, табл. 57, 58, рис. 244) произрастает на океанических побережьях, коралловых островах и атоллах в тропических областях. Стройные, гибкие, высотой до 25—30 м «стволы» пальм, обычно наклоненные в сторону моря, увенчаны красивой кроной крупных блестящих перистых листьев. Рощи кокосовых пальм, окаймляющие побережья, составляют очень характерную черту приморской растительности тихоокеанских островов.

Обилие солнечного света и морские бризы, несущие соленые брызги, хорошо дренированная почва за полосой песчаного пляжа, аэрируемая приливами и отливами, постоянное снабжение пресной почвенной влагой, высокая влажность воздуха и большое количество осадков исключительно благоприятны для пышного роста кокосовой пальмы. Корневая система, прочно фиксирующая пальму, составлена многочисленными придаточными корнями, отходящими от расширенного основания ствола, зарытого на глубину до полуметра. Корни распространяются горизонтально на площади, превышающей диаметр кроны. Кокосовая пальма прекрасно переносит затопление морской водой во время сильных штормов, при этом корни пальмы не только совсем не повреждаются, но поглощают крепкие солевые растворы.

Химический анализ золы кокосовой пальмы показал, что все ее части содержат поваренную соль в значительном количестве, особенно много ее в листьях. Плантация пальмы на площади 1 га ежегодно извлекает из почвы до 120 кг морской соли. Каждая пальма требует для своего роста 1,34 кг соли в год. В Бразилии в качестве удобрения для кокосовой пальмы используют морские водоросли и пепел растений-галофитов.

Эта однодомная пальма зацветает в возрасте 6—12 (15) лет, образуя пазушное метельчатое соцветие длиной 1—2 м. Кокосовый «орех» — волокнистая костянка длиной 20—30 см и массой 1,5—2 кг — созревает 10—12 месяцев. Окраска плода варьирует от зеленой, желтой и оранжевой до темно-коричневой перед опадением. Под гладкой плотной наружной оболочкой находится волокнистый мезокарпий толщиной от 2 до 15 см (обычно 4—8 см) и очень твердый каменистый эндокарпий (косточка) с 3 проростковыми порами-«глазками» в основании, из которых лишь один служит для выхода прорастающего зародыша, а два других зарастают. Эндосперм незрелого ореха жидкий, содержит в полости до 0,5 л прозрачной, прохладной, кисловато-сладкой, хорошо утоляющей жажду жидкости, богатой сахаром и витаминами. По мере созревания плода с появлением капель масла она становится эмульсией белого цвета («кокосовое молоко»), затем густеет и уплотняется, превращаясь в белую мякоть; внутренняя часть эндосперма долгое время остается жидкой. Для прорастания кокосового ореха требуется от 30 до 220 дней, при благоприятных условиях большинство орехов прорастает на второй месяц. Семядоля остается внутри ореха в течение долгого времени (12—15 месяцев), даже после того, как растение образовало 3—4 крупных листа.

Кокосовые орехи, попадая в воду, разносятся морскими течениями. Они хорошо приспособлены к длительным морским путешествиям. Своей плавучестью они обязаны заполненной воздухом и непроницаемой для соленой воды волокнистой наружной оболочке и полости в эндосперме, частично заполненной жидкостью, которая поглощается при созревании плода.

Косточка обеспечивает надежную защиту семени как при падении ореха с дерева, так и при длительном плавании в море. Сильные ветры и штормы, которые обычны в местах произрастания кокосовой пальмы, способствуют распространению плодов. Плавающие кокосовые орехи обычны вблизи побережий многих малайских и тихоокеанских островов. Кокосовые орехи не теряют способности к прорастанию после плавания в море в течение 110 дней. За это время они могут быть перенесены благоприятными океаническими течениями на расстояние до 4800 км. Прорастание орехов может начаться и продолжаться во время плавания орехов в море.

Успешное естественное расселение кокосовой пальмы без помощи человека представляет гораздо более серьезную проблему, чем сам по себе перенос ее океаническими течениями. Проростки повреждаются солнцем, но в то же время не выносят сильного затенения. Их часто разрушают дикие свиньи, крабы, грызуны, обезьяны и другие животные, что существенно ограничивает их шансы выжить. Коралловые острова и атоллы наиболее благоприятны для естественной репродукции кокосовой пальмы из-за малого риска разрушения животными и отсутствия конкуренции с древесными растениями. Замечательным примером естественного расселения кокосовой пальмы может служить остров Кракатау, где кокосовая пальма появилась спустя некоторое время после извержения вулкана в 1883 г., полностью уничтожившего всю фауну и флору острова. В 1906 г. там росло уже большое количество плодоносивших пальм, причем плодоношение началось за несколько лет до 1906 г. На одном из островов, появившемся после извержения вблизи Кракатау, уже через 18 месяцев были обнаружены проросшие орехи. Кокосовая пальма, очевидно, расселилась без помощи человека на песчаных отмелях в Британском Гондурасе, на восточном побережье Тринидада, на скалистых островах Фиджи, а также на Кокосовых (Килинг) островах в Индийском океане, однако в очень большой степени вид обязан своим широким распространением в тропических областях обоих полушарий человеку. Испанцы интродуцировали его в Вест-Индии и на южном побережье Карибского моря, португальцы — в Баие и других частях Бразилии, арабы — на африканском побережье, приморские тамилы и моряки Бенгальского побережья — на островах Индийского океана. Малайцы и полинезийцы, отправляясь в лодках в дальние морские странствия, неизменно брали с собой кокосовые орехи как запас пищи и превосходного питья, к тому же в великолепной упаковке. Путешествуя вдоль островов Тихого и Индийского океанов, они высаживали кокосовую пальму всюду на побережьях, которые посещали.

Происхождение кокосовой пальмы является предметом оживленных дискуссий. Одни ботаники считают ее родиной тропическую Америку (Тихоокеанское побережье Панамы или Анды Колумбии, по мнению О. Кука, 1902, 1904); отсюда она была перенесена океаническими течениями или американскими индейцами на острова Полинезии. Бесспорное присутствие рощ кокосовой пальмы на Тихоокеанском побережье Панамы и острове Кокос еще до прихода в Америку Колумба, а также концентрация почти всех представителей подсемейства кокосовых в тропической Америке — основной аргумент сторонников американского происхождения кокосовой пальмы. Другие ботаники, и их большинство, высказываются за индо-тихоокеанское (и особенно меланезийское) происхождение этой пальмы. В пользу этой гипотезы говорит много фактов, особенно открытие в Южной Африке *юбеопсиса кафрского* (Jubaeopsis caffra), связывающего кокосовую пальму с родственными пальмами из подсемейства кокосовых Южной Америки, и ископаемые находки плодов и пыльцы кокоса в третичных отложениях на Северном острове Новой Зеландии и в Индии. Подавляющее большинство насекомых, связанных с кокосовой пальмой, встречается в Меланезии.

Кокосовая пальма — одно из самых полезных тропических растений. Ее называют «деревом жизни», «самым великим кормильцем человечества в тропиках». Действительно, на островах Тихого океана она служит одним из главных источников жизни для туземного населения, обеспечивая его почти всем необходимым. Кокосовую пальму культивируют с древнейших времен во всех тропических странах, главным образом на Филиппинах, островах Малайского архипелага, на полуострове Малакка, в Индии и на острове Шри-Ланка. Копра (высушенный эндосперм семян) — источник кокосового масла. Его широко используют в кулинарии, кондитерской промышленности, в производстве маргарина, лучших сортов мыла, косметики, свечей и т. д. Жмых, остающийся после выжимания копры,— ценный корм для домашнего скота. Свежий эндосперм употребляют в пищу. Его используют при приготовлении различных тропических блюд и лакомств. «Вода» незрелого кокосового ореха (в возрасте 6—7 месяцев) — обычное питье в тропиках — имеет лечебные свойства. Волокно из мезокарпия плодов (койр), прочное, эластичное, устойчивое к соленой морской воде,— материал для изготовления веревок, канатов, циновок, ковров, щеток. Из твердого эндокарпия плодов делают

посуду, пуговицы, гребни, браслеты, музыкальные инструменты, украшения. Его также применяют в производстве высококачественного древесного угля, пластмасс, в качестве топлива. Из сладкого сока, добываемого подсачиванием молодых соцветий, получают пальмовый сахар, вино, спирт, уксус. Древесину применяют для постройки жилищ, изготовления мебели, как топливо. Листья — прекрасный материал для покрытия крыш, плетения корзин, шляп, вееров, ширм.

Род *элеис* (Elaeis), *масличная пальма*, состоящий из 2 видов, замечателен своим разорванным ареалом (тропическая Африка и тропическая Америка). Африканская масличная пальма (*элеис гвинейский* — E. guineensis, рис. 245) известна в диком состоянии в прибрежных районах экваториальной Западной Африки от 16° с. ш. в Сенегале до 15° ю. ш. в Анголе. Наиболее обильна масличная пальма в прибрежной полосе шириной 200—300 км от Сьерра-Леоне до Камеруна; эта область считается центром ее происхождения. В жарких сырых долинах в Нигерии и Конго она образует почти чистые насаждения. Естественные местообитания масличной пальмы — берега рек и озер, влажные долины, особенно в переходной зоне от дождевого леса к саваннам, болотистые аллювиальные равнины, опушки леса. Охотники, а позднее земледельцы, вырубая и расчищая лес, способствовали смене естественной растительности, обеспечивая наиболее подходящие условия для развития масличной пальмы. На больших площадях Африки она стала «пальмой покинутых стоянок человека». Масличная пальма была завезена в Малайю, Индонезию, в Южную Америку и натурализовалась в прибрежной области Бразилии. Ее культивируют на обширных плантациях в тропических странах, главным образом Старого Света.

Масличная пальма образует стебель высотой 15—20 м (иногда до 30 м) с кольцами листовых рубцов. Стебли молодых пальм покрыты остатками черешков. Эта однодомная пальма зацветает на 4—8-м году жизни и продолжает плодоносить до 60 лет, образуя в правильной последовательности мужские и женские соцветия. Головка плодов имеет вид дикобраза из-за длинных колючих прицветников и острых шипов, заканчивающих ветви соцветия, которые защищают плоды от поедания животными. Плоды — 1- (реже 2—3)-семянные костянки, желтые, оранжевые, красновато-коричневые до

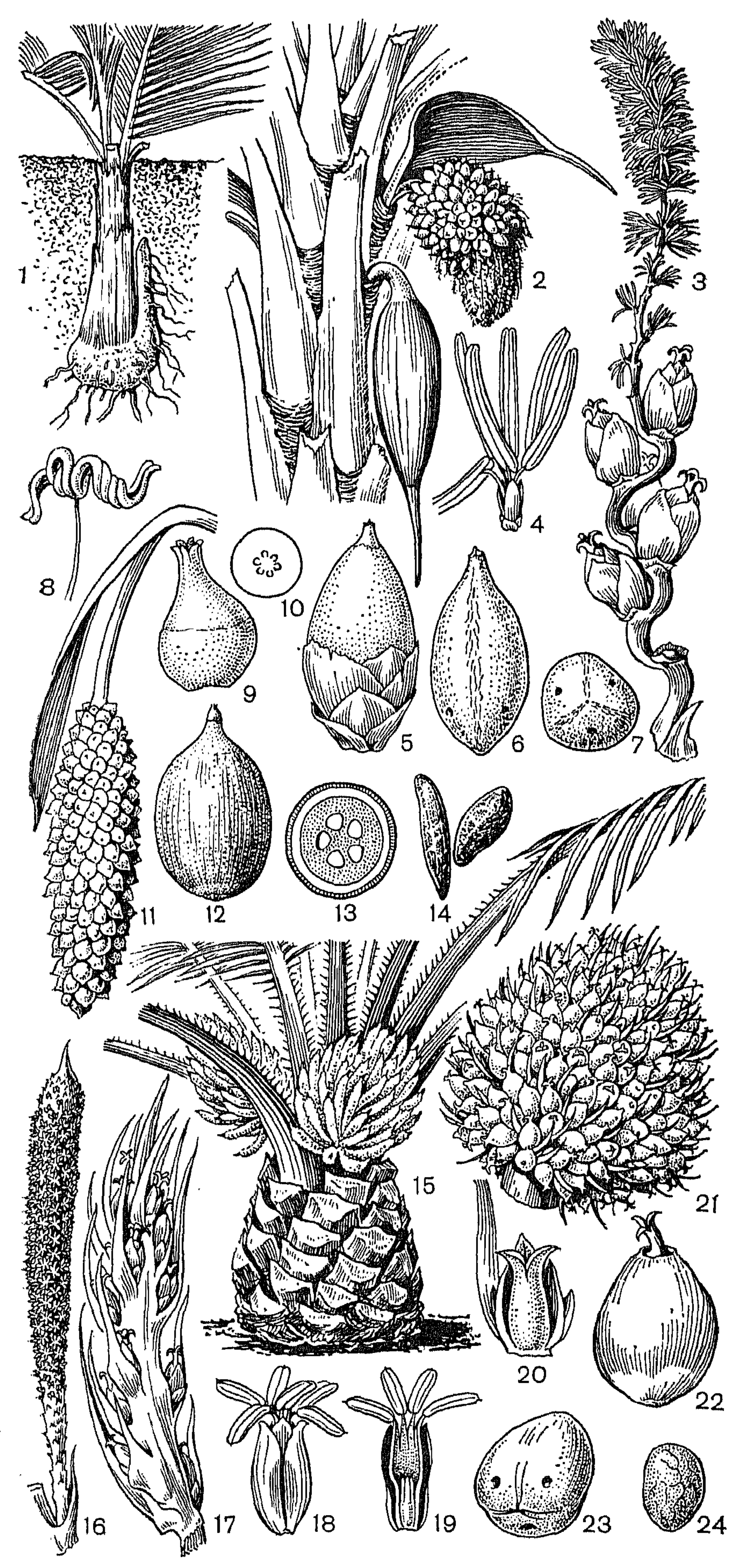


Рис. 245. Пальмы. Подсемейство кокосовых (Cocosoideae).

Атталея скудная (Attalea exigua): *1* — подземный стебель. Максимилиана марипа (Maximiliana maripa): *2* — часть пальмы с плодами, кроющий лист с длинным острием; *3* — фрагмент соцветия, в нижней части женские цветки, в верхней — мужские цветки; *4* — мужской цветок; *5* — плод; *6* — эндокарпий; *7* — проростковые поры эндокарпия. Орбиния Барбосы, бабассу (Orbignya barbosiana): *8* — тычинка с закрученными пыльниками; *9* — гинецей; *10* — поперечный разрез завязи; *11* — плоды; *12* — плод; *13* — поперечный разрез плода; *14* — семена. Африканская масличная пальма (Elaeis guineensis): *15* — часть пальмы (7-летнего возраста) с мужскими соцветиями, видны рубцы от опавших листьев; *16* — фрагмент мужского соцветия; *17* — фрагмент женского соцветия; *18* — мужской цветок; *19* — продольный разрез мужского цветка; *20* — продольный разрез женского цветка; *21* — головка плодов; *22* — плод; *23* — эндокарпий с проростковыми порами в верхней части; *24* — семя.

почти черных. Масличная пальма особенно ценна тем, что плоды ее дают два сорта масел. Пальмовое масло из мякоти плода, богатое каротиноидами, применяют в производстве мыла, свечей, как смазочное, а также для получения каротина. Из семян получают пальмоядровое пищевое масло, очень сходное с кокосовым маслом, с которым легко взаимозаменяемо. Его применяют в производстве маргарина. В течение столетий масличная пальма была основным источником жиров для туземного населения, употребляемых в пищу, для освещения, для смазывания тела. Пальмовое масло — главный продукт экспорта западноафриканской торговли.

Из других масличных пальм, представителей подсемейства кокосовых, упомянем лишь *бабассу*, или *орбинию Барбосы* (Orbignya barbosiana, рис. 245), — одну из главных в экономическом отношении бразильских пальм. Эндосперм семян этой пальмы содержит 60—70% масла, которое используют как пищевой жир, особенно для получения маргарина и в шоколадной промышленности, а также в производстве туалетного мыла и косметики. Плоды, величиной с утиное яйцо, образуются в изобилии в огромных висячих кистях длиной до 1 м. Они имеют очень твердый эндокарпий и содержат 3—7 семян. В Бразилии имеется несколько крупных насаждений этой пальмы. Род орбиния насчитывает около 30 видов пальм — обитателей сухих и влажных лесов и саванн Мексики, Центральной и Южной Америки.

Персиковая пальма (Bactris gasipaes, рис. 246) — важное пищевое растение тропической Америки. Эта изящная пальма развивает несколько тонких колючих стеблей высотой до 18 м. Игловидные шипы расположены в мутовках. Она образует ежегодно 4—6 крупных пучков плодов, каждый массой около 11 кг. Плоды, длиной до 5 см, красные, оранжевые или желтые, своей окраской напоминают зрелые персики. Мучнистая мякоть плодов, сваренных в соленой воде, высокопитательна, содержит в большом количестве крахмал, жир, витамины A и C. Эта пальма неизвестна в диком состоянии, и родина ее продолжает оставаться предметом догадок. Она культивировалась веками. Племена индейцев Амазонки используют плоды персиковой пальмы в своих религиозных ритуалах. Съедобные плоды имеют и некоторые другие виды бактриса. Древесина персиковой пальмы с гибкими черными волокнами, прочная и твердая, прекрасно полируется. Из нее (а также из древесины *бактриса большого* — B. major и видов *астрокариума* — Astrocaryum) южноамериканские индейцы изготавливают охотничьи луки, стре-

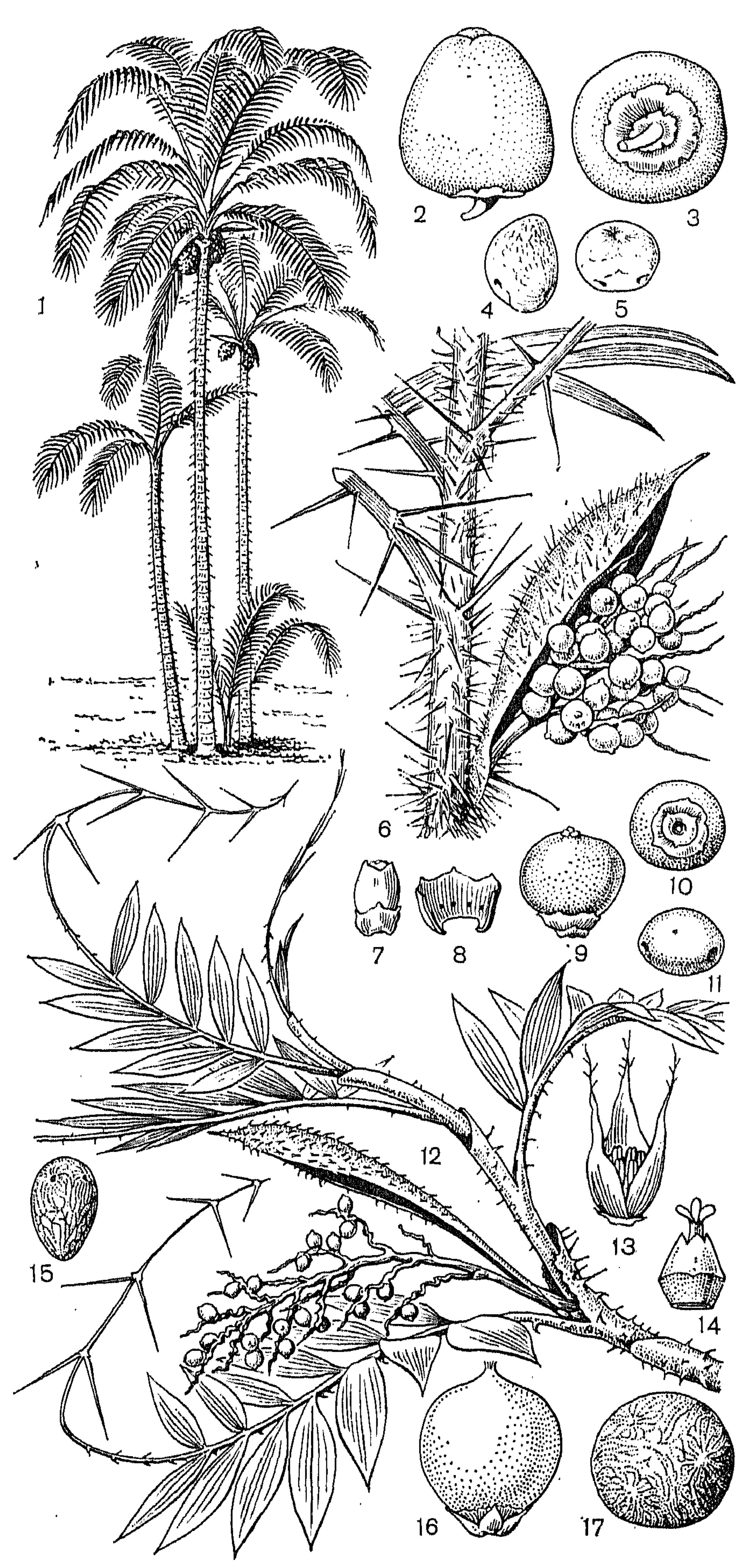


Рис. 246. Пальмы. Подсемейство кокосовых (Cocosoideae).

Персиковая пальма (Bactris gasipaes): *1* — общий вид; *2* — плод; *3* — плод, вид снизу, виден околоцветник, сохраняющийся при плоде; *4* — эндокарпий; *5* — проростковые поры. Бактрис гвинейский (B. guineensis): *6* — часть растения с плодами; *7* — женский цветок; *8* — венчик и стаминодии в основании; *9* — плод; *10* — плод, вид снизу, виден околоцветник, сохраняющийся при плоде; *11* — эндокарпий с проростковыми порами. Десмонкус многоколючковый (Desmoncus polyacanthos): *12* — общий вид растения с плодами; *13* — мужской цветок; *14* — женский цветок; *15* — эндокарпий с проростковыми порами. Астрокариум колючий (Astrocaryum aculeatum): *16* — плод; *17* — эндокарпий с проростковыми порами.

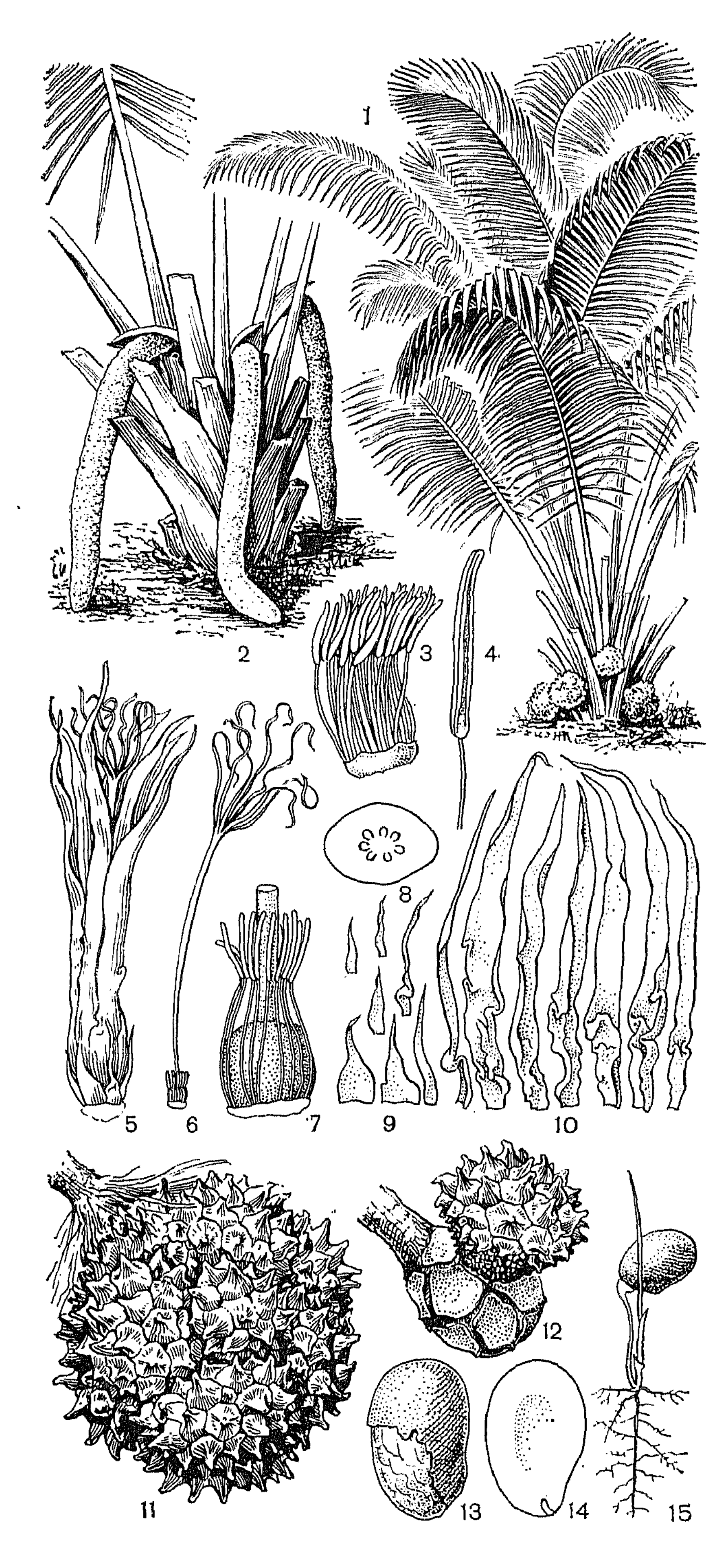


Рис. 247. Фителефас крупноплодный (Phytelephas macrocarpa):

1 — общий вид пальмы с плодами; *2* — общий вид пальмы с мужскими соцветиями; *3* — мужской цветок; *4* — тычинка; *5* — женский цветок; *6* — гинецей и стаминодии; *7* — завязь и стаминодии; *8* — поперечный разрез завязи; *9* — чашелистики женского цветка; *10* — лепестки женского цветка; *11* — головка плодов; *12* — плод, видны рубцы от опавших плодов; *13* — эндокарпий с семенем; *14* — продольный разрез семени; *15* — проросток.

лы, дротики, ритуальные кинжалы. Шипы колючих пальм служат для нанесения татуировки, которой индейцы украшают свое тело. Род бактрис — самый крупный род пальм в Новом Свете — распространен от Мексики до Южной Америки.

Небольшое подсемейство *фителефантовых* (Phytelephantoideae) — обособленная и высокоспециализированная группа пальм. Она насчитывает 3 или, возможно, 4 рода и до 15 видов, которые обитают в тропических дождевых лесах, иногда на довольно больших высотах, на севере Южной Америки и Панамском перешейке. Представители этой еще мало изученной группы, подобно нипе, в высшей степени своеобразные пальмы. Они характеризуются специализированными диморфными соцветиями и многочисленными цветками, синкарпным гинецеем из 7—10 плодолистиков и бородавчато-бугорчатыми плодами с несколькими семенами. Фителефантовые — коротко-стебельные двудомные пальмы с прямостоячими или более или менее ползучими стеблями и крупными перистыми листьями с многочисленными узкими редупликатными перьями. Мужские и женские соцветия совершенно различны по виду: мужские — длинные, толстые, сережковидные, женские — головка сидячих очень крупных женских цветков. Плоды собраны в крупную головку; каждый отдельный плод бородавчато-бугорчатый с коническими выростами, 5—10-семянный, с деревянистым и волокнистым мезокарпием и костяным эндокарпием. Эндосперм жидкий или желеобразный, при созревании становится очень твердым и роговидным; он известен как «растительная слоновая кость».

Особенно ценятся и служат предметом экспорта в Эквадоре и других странах семена *тагуа*, или *фителефаса крупноплодного* (Phytelephas macrocarpa, рис. 247), белый твердый эндосперм которых используют для изготовления пуговиц, игральных костей, украшений, шахматных фигур, игрушек и различных поделок. Растет эта пальма в Бразилии, Эквадоре и Перу, встречаясь в Андах на высоте до 1800 м над уровнем моря. В Эквадоре во влажных речных долинах она образует рощи. Фителефас развивает ползучий стебель, длиной часто до 6 м, но высотой обычно не более 1,5—1,8 м. У старых растений стебель хорошо развит. Тагуа — медленно растущая пальма. В возрасте 14—15 лет, когда она начинает цвести и плодоносить, основания крупных листьев (длиной до 6 м) находятся еще в земле. Соцветия развиваются вблизи или на поверхности почвы, и головки плодов часто лежат на земле. Пальма со стеблем высотой 2 м может иметь возраст 35—40 лет, а отдельные экземпляры

со стеблем 5—6 м, а иногда 8—10 м — до 100 лет. Местные жители используют не только семена, но все части пальмы: стебли дают древесину, листьями покрывают крыши жилищ в деревнях, из волокна кроющих листьев соцветий плетут веревки и прочную одежду, а корни применяют в народной медицине.

Пальмы — экономически очень важная группа растений. По значению в жизни человека она уступает лишь злакам, а по разнообразию использования, пожалуй, не имеет себе равных в мире. Почти каждый вид пальмы дарит человеку немало ценных продуктов, кормит его, поит и одевает. Кокосовая пальма, самая полезная из всех пальм, названа в числе 10 важнейших деревьев в мире. К основным экономическим растениям тропиков относятся также африканская масличная и финиковая пальмы, сахарная и саговая, винная и персиковая, пальмира и бетелевая пальма. Все эти пальмы культивируются в тропиках с древнейших времен. В тропических странах пальмы — основной источник продуктов питания для миллионов людей. С древних времен пальмы прочно вошли в повседневную жизнь людей, их культуру, религиозные верования и священные обряды. Как орнаментальные и декоративные растения пальмы высоко ценят в оранжереях и в комнатной культуре и широко культивируют в тропических и тепло-умеренных областях земного шара.

В СССР на Южном берегу Крыма и Черноморском побережье Кавказа, а также в Восточном Закавказье и в Средней Азии выращивают свыше 20 видов пальм; наиболее выносливы из них трахикарпус и хамеропс, которые способны без существенных повреждений переносить суровые зимы.

ПОРЯДОК ЦИКЛАНТОВЫЕ (CYCLANTHALES)

СЕМЕЙСТВО ЦИКЛАНТОВЫЕ (CYCLANTHACEAE)

Семейство циклантовых объединяет 11 родов и более 180 видов, распространенных в Центральной и тропической Южной Америке и в Вест-Индии. Больше всего циклантовых в Колумбии, особенно в ее западной части, где встречаются 10 родов и треть всех видов. Представители этого семейства — обитатели низинных и горных тропических лесов. Они произрастают от уровня моря до абсолютной высоты около 3000 м над уровнем моря. *Сферадения* (Sphaeradenia, рис. 249) и *псевдолюдовия* (Pseudoludovia) — типично высокогорные роды. Однако большинство циклантовых встречается ниже 1000 м над уровнем моря. Они предпочитают сырые и тенистые местообитания, обычны по берегам рек, в заболоченных лесах. Многие виды *дикранопигиума* (Dicranopygium) селятся вдоль берега или даже в каменистых или песчаных руслах ручьев и речушек, часто образуя крупные, густые колонии. Иногда циклантовые (например, *дикранопигиум крупнолистный* — D. grandifolium и *сферадения амазонская* — Sphaeradenia amazonica) растут в брызгах и водяной пыли водопадов и речных быстрин. Некоторые виды (например, *людовия цельнолистная* — Ludovia integrifolia) — обитатели мангровых болот. Гораздо реже циклантовые растут на сухих и открытых местах — на пастбищах, в зарослях кустарников.

Семейство естественно подразделяется на два довольно обособленных подсемейства: *карлюдовиковых* (Carludovicoideae) с 10 родами и *циклантовых* (Cyclanthoideae) с единственным монотипным родом *циклантус* (Cyclanthus). Отличия их довольно велики и касаются не только признаков соцветия, цветков и листа, но также анатомического строения вегетативных органов, семян, пыльцевых зерен, эмбриологии. Обе группы, очевидно, рано дивергировали от общего предка.

Представители циклантовых — пальмовидные многолетние травы с коротким стеблем, или «бесстебельные» с подземным корневищем, или иногда кустарниковидные растения, часто лианы с длинными (иногда до 20—30 м), тонкими, разветвленными стеблями, лазающие при помощи придаточных корней, подобно ароидниковым, иногда со свисающими с ветвей веревковидными воздушными корнями, достигающими земли (*торакокарпус* — Thoracocarpus, *эводиантус* — Evodianthus). Многие лазающие растения (например, виды *людовии* — Ludovia) нередко растут на земле, образуя длинные ползучие стебли, снабженные многочисленными придаточными корнями. Эпифиты среди циклантовых сравнительно редки, но некоторые типично наземные растения могут произрастать как эпифиты. По внешнему облику многие циклантовые, особенно *карлюдовика* (Carludovica, табл. 58, рис. 248), напоминают маленькие вееролистные пальмы, обычные в подлеске дождевого леса, другие же скорее похожи на ароидниковые. Подобно пальмам, многие циклантовые образуют плотные группы или колонии. Корневище у циклантуса часто ветвится. Оно может быть частично надземным, распростертым по земле или вертикально ориентированным, иногда достигая в высоту почти

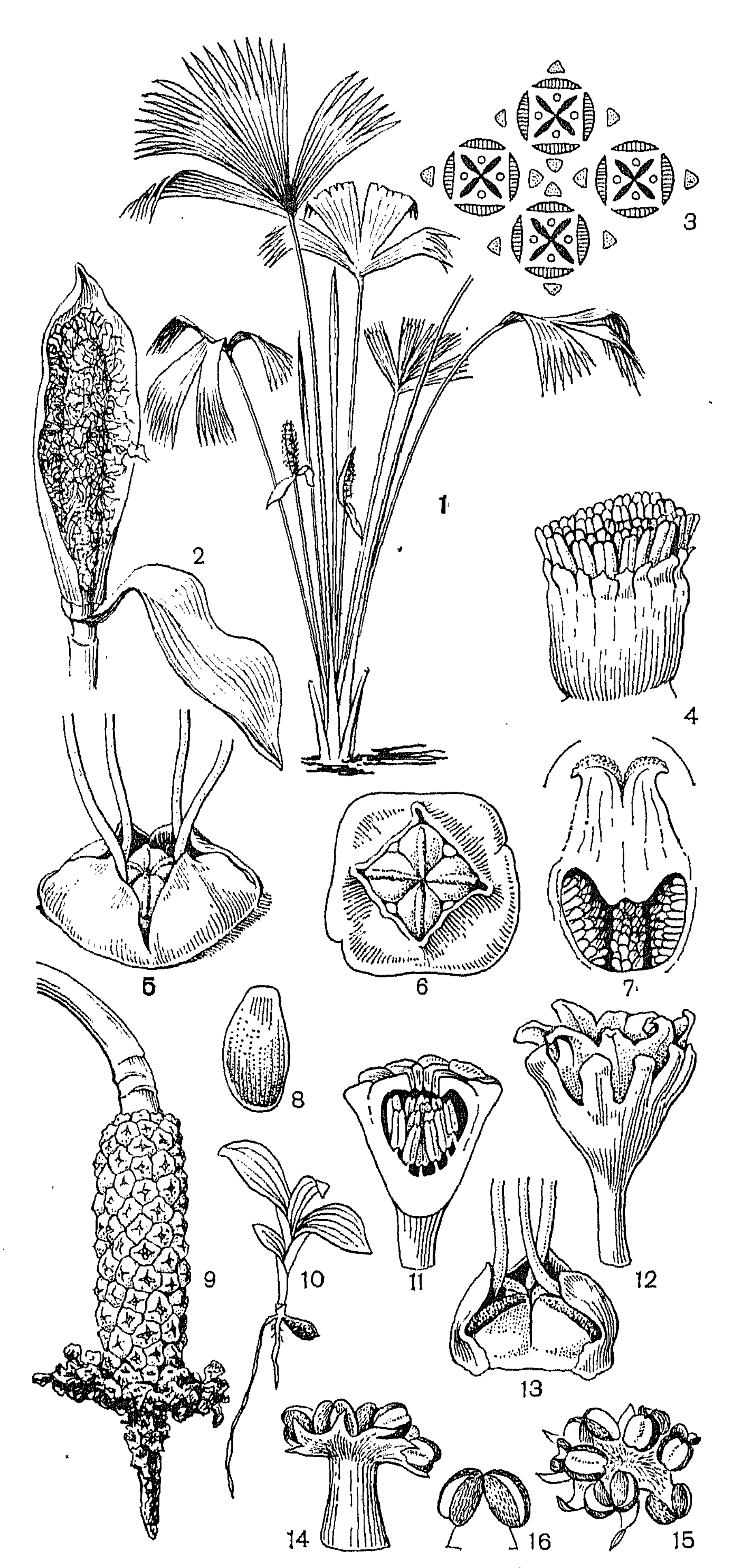


Рис. 248. Циклантовые.

К а р л ю д о в и к а   п а л ь ч а т а я (Carludovica palmata): *1* — общий вид; *2* — соцветие; *3* — схема расположения мужских и женских цветков в соцветии, в группах из одного женского цветка, окруженного четырьмя мужскими цветками; *4* — мужской цветок; *5* — женский цветок, видны стаминодии; *6* — молодой плод, вид сверху; *7* — продольный разрез завязи; *8* — семя; *9* — раскрывающееся соплодие; *10* — проросток, семядоля включена в семя. Э в о д и а н т у с   в е р е в к о н о с н ы й (Evodianthus funifer): *11* — бутон мужского цветка в продольном разрезе; *12* — открытый мужской цветок; *13* — женский цветок, один сегмент околоцветника удален. Д и к р а н о п и г и у м   к а р л и к о в ы й (Dicranopygium pygmaeum): *14* — мужской цветок, вид сбоку; *15* — мужской цветок, вид сверху; *16* — тычинка.

1,5 м (Дж. Вилдер, 1981). Такие растения напоминают миниатюрные деревца.

Стебли растений покрыты листовыми рубцами и остатками листовых влагалищ. Во всех частях растений имеются кристаллы оксалата кальция. Слизистые каналы обычно присутствуют в корнях, стеблях и черешках. У всех карлюдовиковых во многих частях растений имеются клетки с танином, а у циклантуса в корне, влагалищах листьев, черешках и крупных жилках — воздушные каналы. Характерно наличие в корнях так называемых «сложных пучков», сходных с таковыми пандановых и аронниковых. По анатомии вегетативных органов подсемейство циклантовых напоминает пандановые, подсемейство же карлюдовиковых — пальмы и аронниковые. Первичный корень рано замещается придаточными, отходящими от нижних узлов стебля.

Листья спиральные, двурядные или спирально-двурядные (циклантус), обычно собранные на вершине стебля. Они расчленены на пластинку и черешок, нижняя часть которого расширена во влагалище, частично охватывающее стебель. Листовая пластинка обычно складчатая, 2-лопастная или 2-раздельная, реже веерная (карлюдовика), как у веерных пальм, или цельная (людовия, псевдолюдовия), с 1 или 3 крупными жилками. Величина пластинки колеблется от немногим более 10 см (у перуанской *асплундии остроконечной* — Asplundia acuminata) до почти 1,5 м (у колумбийской *сферадении Куатрекасаса* — Sphaeradenia cuatrecasana). У лиан торакокарпуса и эводиантуса наблюдается гетерофиллия (разнолистность) — сравнительно крупные 2-лопастные и более мелкие цельные листья; последние ограничены молодыми, обычно стерильными ветвями. Развитие веерных листьев *карлюдовики пальчатой* (Carludovica palmata) сходно с таковым у пальм. У циклантуса, в отличие от карлюдовики, расщепление пластинки на сегменты происходит после развертывания листа.

Цветки мелкие, сильно редуцированные, однополые, собранные в простые пазушные, реже верхушечные (циклантус, карлюдовика, эводиантус) густые початки, которые в молодости окружены двумя или несколькими (до 11) опадающими зелеными или лепестковидными (белыми, желтыми, оранжевыми, красными, пурпурными, фиолетово-коричневыми) кроющими листьями (покрывалами). Мужские и женские цветки сидят в одном соцветии в спирально расположенных группах из 1 женского цветка, окруженного 4 мужскими цветками (подсемейство карлюдовиковых) или в чередующихся мужских и женских мутовках (иногда частично спиралях — циклантус). Мужские цветки обычно с чашевидным околоцветником,

по краю с 4—30 крошечными лопастями в 1 или 2 рядах, иногда расположенными лишь на одной стороне в асимметричных цветках, или околоцветник отсутствует и тогда мужские цветки слившиеся (циклантус) или замещен ложным околоцветником из видоизмененных краевых тычинок (у представителей подрода *глисонантус* — Gleasonanthus — рода дикранопигиум). Тычинок от 4 до 150, нити у основания сросшиеся и часто вздутые, пыльники 4-гнездные, вскрывающиеся продольными щелями. Женские цветки свободные (эводиантус, *шультезиофитум* — Schultesiophytum) или же частично или полностью сросшиеся друг с другом, обычно с рудиментарным околоцветником из 4 крошечных свободных или сросшихся сегментов и с 4 стаминодиями, супротивными и частично приросшими к ним, снабженными иногда рудиментарными пыльниками; стаминодии часто удлиненные (до 10 см) и извилисто нитевидные, белые, кремовые, желтоватые или ярко-желтые и оранжево-красные. Гинецей паракарпный из 4 плодолистиков, завязь свободная или чаще погруженная в мясистую ось соцветия, 1-гнездная, с многочисленными анатропными семязачатками на 4 париетальных или апикальных (субапикальных) плацентах или на 1 апикальной плаценте (сферадения, псевдолюдовия), с 4 рыльцами, сидячими или на коротком общем столбике, или на свободных столбиках.

Виды циклантовых — протогиничные растения. При раскрывании кроющих листьев выделяется большое количество тепла и испускается сильный приятный аромат. В первые два дня цветения рыльца женских цветков восприимчивы. Длинные шелковистые стаминодии образуют блестящую, причудливо переплетающуюся массу, окутывающую початок. На третий день женские цветки отцветают, стаминодии становятся коричневыми и засыхают, исчезает аромат, который, очевидно, испускают стаминодии, пыльники мужских цветков вскрываются, осыпая беловатой пыльцой початок. Опыление цветков циклантовых производят жуки-долгоносики, которых, очевидно, привлекает запах, ощутимый на расстоянии. Они используют завязи цветков как место для яйцекладки и развития личинок. Цветки одного из видов асплундии в Эквадоре, очевидно, опыляются пчелами.

Ягодообразные плоды, свободные или сросшиеся, образуют сочное соплодие. Многочисленные мелкие семена содержат обильный эндосперм, богатый маслом и белками, редко крахмалом, и маленький прямой зародыш, в котором имеются кристаллы оксалата кальция в виде рафид. Семена людовии цельнолистной с крупным ариллоидом.

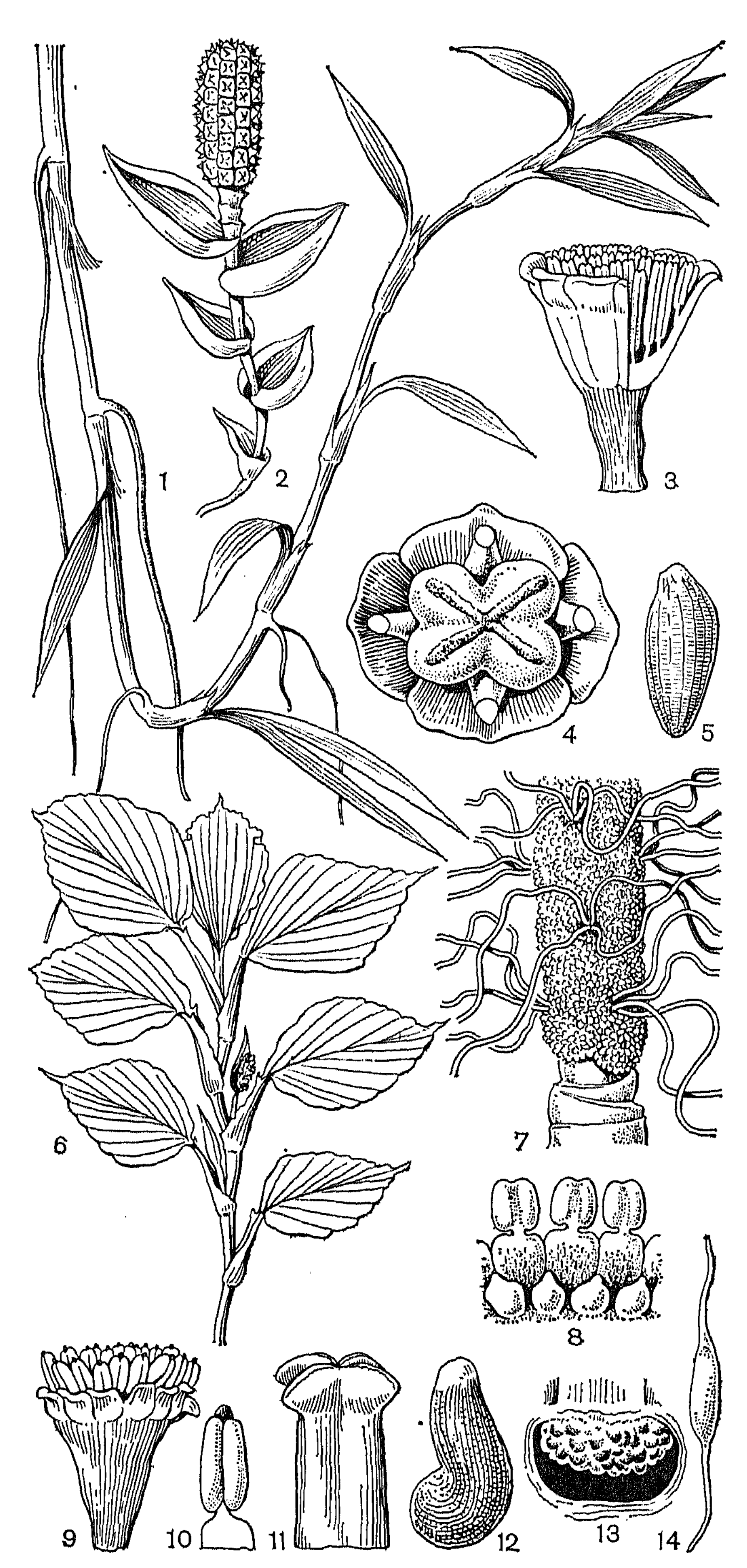


Рис. 249. Циклантовые.

Торакокарпус двурассеченный (Thoracocarpus bissectus): *1* — участок молодой стерильной ветви с цельными листьями, видны придаточные корни; *2* — соплодие с нижними кроющими листьями; *3* — мужской цветок, часть цветка продольно рассечена; *4* — плод; *5* — семя. Людовия Бирхорста (Ludovia bierhorstii): *6* — общий вид цветущего растения; *7* — фрагмент соцветия, видны рубцы от опавших кроющих листьев, мужские цветки и стаминодии женских цветков; *8* — часть мужского цветка, видны тычинки, расположенные по краю цветка, луковицеобразно расширенные основания тычиночных нитей, а также сегменты околоцветника. Сферадения мечевидная (Sphaeradenia ensiformis): *9* — мужской цветок; *10* — тычинка. Сферадения чирикийская (S. chiriquensis): *11* — столбик и рыльца; *12* — семя. Сферадения узколистная (S. angustifolia): *13* — продольный разрез завязи. Стелестилис суринамский (Stelestylis surinamensis): *14* — семя.

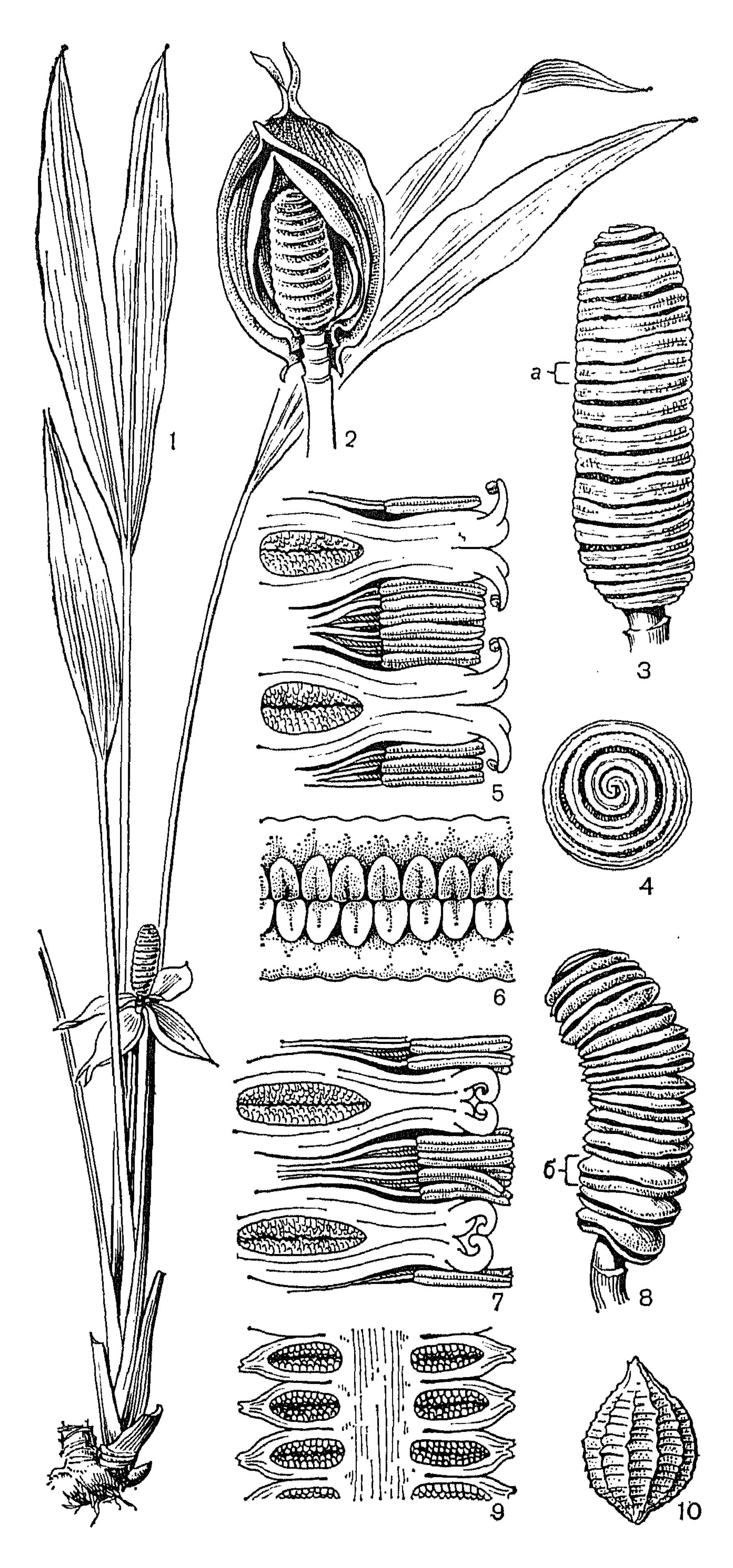


Рис. 250. Циклантус двураздельный (Cyclanthus bipartitus):

1 — общий вид цветущего растения; *2* — соцветие в мужской фазе цветения; кроющие листья, отделенные от цветоноса, расположены в последовательности их прикрепления к цветоносу; *3* — молодое соплодие, *а* — женская спираль; *4* — верхняя часть того же соплодия (вид сверху); *5* — продольный разрез соцветия во время женской фазы цветения, показывающий чередование мужских и женских мутовок; *6* — деталь женской мутовки во время женской фазы цветения, рыльца в двух рядах между пластинками слившихся стаминодиев; *7* — продольный разрез соцветия во время мужской фазы цветения; *8* — зрелое соплодие, *б* — женская мутовка; *9* — продольный разрез соплодия; *10* — семя.

При созревании плодов цветонос изгибается вниз. У карлюдовики наружная тускло-желтовато-зеленая или коричневато-зеленая поверхность соплодия с довольно сильно одревесневшими остатками околоцветника, столбиков и рылец на плодах при созревании высыхает и отщепляется, как корка, увлекая за собой мясисто-сочную внутренность. Последняя расщепляется на два слоя, которые отделяются от оси соцветия и друг от друга и, заворачиваясь, обнажают оранжево-красную или алую мякоть с погруженными в нее семенами. Имеются указания о распространении семян некоторых циклантовых птицами (карлюдовика пальчатая), а также муравьями. Виды циклантовых, произрастающие у воды или в заболоченных лесах, вероятно, являются гидрохорами, как, например, большинство видов дикранопигиума, торакокарпус и многие асплундии. Семена всех этих растений, а также карлюдовики, эводиантуса и циклантуса мелкие и легкие, имеют довольно хорошую плавучесть. Слизистый покров, окружающий семена многих циклантовых, предохраняет их от разрушения водой.

Наиболее известный представитель подсемейства карлюдовиковых — род карлюдовика с 3 видами. Это похожие на пальмы бесстебельные или короткостебельные растения с крупными веерными листьями на длинных черешках. Карлюдовика образует длинные цилиндрические початки с 3—4 плотно скученными под соцветием кроющими листьями. Она имеет 1-поровые пыльцевые зерна, неизвестные у других представителей семейства. Карлюдовика пальчатая (рис. 248), самый широко распространенный и часто культивируемый вид этого рода, встречается в диком состоянии в сырых лесах от Юго-Восточной Мексики до Центральной Боливии. Он обычен на низких склонах Анд (до 1500 м) и в прилегающей низменности.

Род асплундия, самый крупный род семейства (82 вида), имеет и самый обширный ареал, почти полностью совпадающий с ареалом семейства.

Близки к асплундии монотипные роды торакокарпус и эводиантус, отличающиеся мужскими цветками с сильно вогнутым цветоложем. Род торакокарпус выделяется многочисленными кроющими листьями, которые постепенно уменьшаются в размере к основанию цветоножки, твердыми и блестящими плодами, а также 2-поровыми пыльцевыми зернами. Единственный вид — *торакокарпус двурассеченный* (Thoracocarpus bissectus, рис. 249) — лиана, обитающая в сырых лесах, вблизи рек и ручьев, в тропической Южной Америке, а также в Тринидаде и Юго-Восточной Панаме.

Род дикранопигиум (с 48 видами, рис. 248, *14*) имеет немногочисленные кроющие листья, мелкие и сравнительно малоцветковые соцветия.

Виды сферадении (их известно 38, рис. 249, *9—13*) — наземные или эпифитные растения, встречающиеся преимущественно в горных лесах от Северо-Западной Коста-Рики до Юго-Восточного Перу.

Заслуживает также упоминания небольшой род *стелестилис* (Stelestylis) с необычными веретеновидными семенами на длинной ножке и с заметным червеобразным придатком (рис. 249).

Циклантус (рис. 250), наиболее подвинутый и специализированный род семейства, замечателен уникальным строением соцветия. Из-за сильного слияния частей цветков в мутовках отдельные цветки не различимы. Мужские цветки состоят из многочисленных тычинок. Каждая мужская мутовка имеет обычно 2 ряда тычинок, нити которых в основании срослись. Женские мутовки составлены 2 рядами плодолистиков, рыльца свободные и заметны снаружи, а завязи сливаются, образуя общую круговую полость с многочисленными париетальными плацентами и семязачатками. Зрелые гнезда содержат большое количество семян, погруженных в слизь. По периферии каждого ряда плодолистиков расположена стаминодиальная пластинка из слившихся стаминодиев, на загнутом крае которой находятся рудиментарные пыльники, и сильно редуцированный околоцветник, свободная часть которого заметна как короткая тонкая кайма. Соплодие по внешнему виду напоминает винт. Оно свисает вниз на изогнутом цветоносе. При созревании плодов женские мутовки отделяются от оси соплодия и друг от друга. Мутовка разрывается на две половины, образуя полые диски, каждый из которых на одной поверхности несет многочисленные мелкие семена. Эти диски или целые мутовки соскальзывают с оси соплодия, начиная с верхушки, и падают на землю. Их посещают мелкие черные муравьи, которые, возможно, распространяют семена.

Циклантус двураздельный (Cyclanthus bipartitus) — наземное бесстебельное травянистое растение, реже эпифит, с крупными листьями на длинных черешках. Он произрастает главным образом в сырых и даже заболоченных лесах в Центральной Америке, на Малых Антильских островах, в Тринидаде и тропической Южной Америке.

Наиболее важный в хозяйственном отношении представитель циклантовых — карлюдовика пальчатая. Молодые листья, расщепленные на узкие полоски и отбеленные, издавна используют для плетения так называемых панамских шляп, которые, несмотря на их название, изготовляют главным образом в Эквадоре, где растение специально культивируют. Листья — прекрасный кроющий материал, который служит более 25 лет. Для этой же цели используют листья ряда других циклантовых. Некоторые виды этого семейства культивируют как орнаментальные растения в тропических садах.

ПОРЯДОК ПАНДАНОВЫЕ (PANDANALES)

СЕМЕЙСТВО ПАНДАНОВЫЕ (PANDANACEAE)

В этом семействе, по данным известного специалиста Б. Стоуна, более 800 видов, относящихся к 3 родам. Бо́льшая часть видов, 600—700, относится к роду *пандапус* (Pandanus), примерно 175 — к роду *фрейсинетия* (Freycinetia) и всего 2 вида представляют род *сараранга* (Sararanga).

Пандановые — вечнозеленые древовидные растения. Внешне многие из них несколько напоминают и драцены, и юкки, и пальмы, и даже некоторые двудольные. Стебли их простые или слабо ветвящиеся. Листья расположены на концах стеблей или их ветвей плотными пучками и снабжены стеблеохватывающими влагалищами, как бы вставлены один в другой. Они расположены на стебле тремя или четырьмя рядами и в то же время винтообразно, следуя закручиванию верхушки стебля (рис. 251). С этим связано употребляемое иногда название пандановых — «винтовые пальмы». Сами листья в большинстве случаев крупные, кожистые, цельные, колючие по краям и снизу вдоль средней жилки.

В роде пандапус у большой части видов имеются ходульные корни. Виды сараранги — пандапусовидные «деревья», но без ходульных корней и с листьями, расположенными не тремя спиральными рядами, как у пандапусов, а четырьмя. Виды фрейсинетии являются корнелазающими лианами, напоминающими тропические лиановидные ароидниковые.

Пандановые — типичное палеотропическое семейство. Их ареал (карта 15) охватывает тропические области Африки, Мадагаскар, другие острова Индийского океана, Индию, Индокитай, все территории Малезийской области, север и северо-восток Австралии, а также тропические и некоторые субтропические острова

Тихого океана. Наиболее обширным и объемлющим является ареал рода пандануc, границы которого практически совпадают с границами ареала всего семейства. Значительно меньшие размеры имеет область распространения фрейсинетии, отсутствующей в Африке, Индии и западной части Индийского океана; фрейсинетия выходит за границы ареала панданусов лишь в одном месте, где один ее вид встречается в Новой Зеландии. Наконец, самый маленький ареал у сараранги, два вида которой распространены только в Новой Гвинее, на Филиппинах, Соломоновых островах и островах Адмиралтейства. Именно эта небольшая островная область является одновременно частью центра наибольшего видового богатства и панданусов, и фрейсинетии, и, очевидно, также «колыбелью» происхождения пандановых в целом, поскольку здесь сосредоточены наиболее примитивные представители семейства.

Род пандануc, однако, имеет и второй центр видового богатства — на Мадагаскаре, где насчитывается до 90 его видов, причем все они являются эндемиками этого острова. В то же время в пределах во много раз большей по площади африканской части ареала рода распространено всего около 20 его видов.

Род пандануc наиболее разнообразен по приспособленности к условиям жизни. Многие его виды являются обитателями морских побережий, где на пологих берегах на песчаном или каменистом грунте, на прибрежных дюнах и утесах они нередко образуют целые заросли, подчас труднопроходимые. Таков, например, *пандануc кровельный* (Pandanus tectorius, табл. 59, *1*) — вид, широко распространенный на островах Индийского и Тихого океанов и от Южного Китая на севере до Австралии на юге. Этот сильно разветвленный «кустарник» с ходульными корнями образует заросли высотой от 3 до 7 м. В Индонезии и на берегах Новой Гвинеи такие заросли наряду с другими видами формирует низкорослый (высотой 2—3 м) *пандануc многоглавый* (P. polycephalus). Очень часто панданусы произрастают по краям тропических болот и на самих болотах. «Этот род,— отмечает автор обработки семейства во «Флоре Малезии», известный ботаник Ван Стеенис (1954),— проявляет почти универсальную приспособленность к различным условиям». Кроме побережий и болот, панданусы встречаются в заболоченных и более сухих низинных, горных и даже высокогорных лесах, на коралловых рифах и известняковых скалах, на склонах вулканов и по краю их кратеров, в саваннах, в целом же от уровня моря до высоты 3225 м. Нередки заросли панданусов по берегам рек, зарастают ими изолированные старицы, а также сами речные русла. Местами

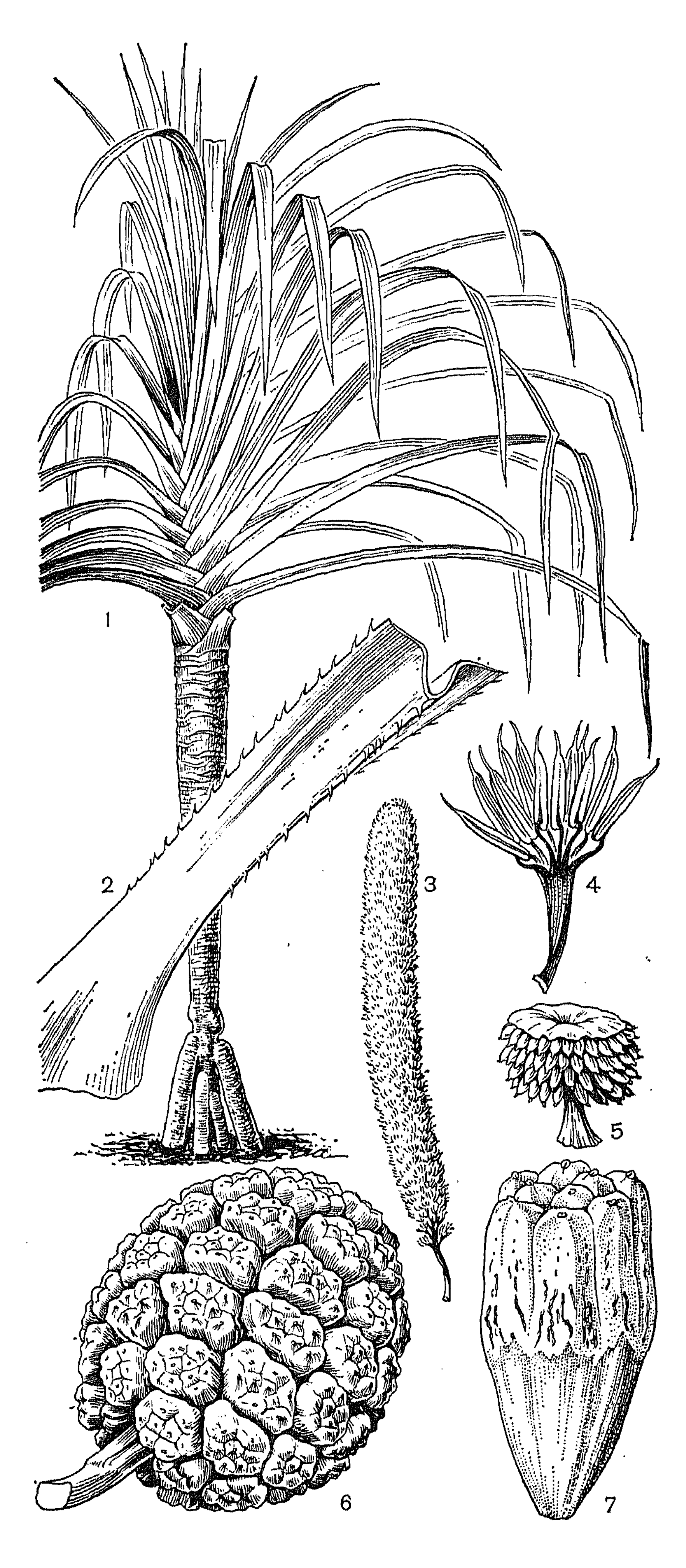
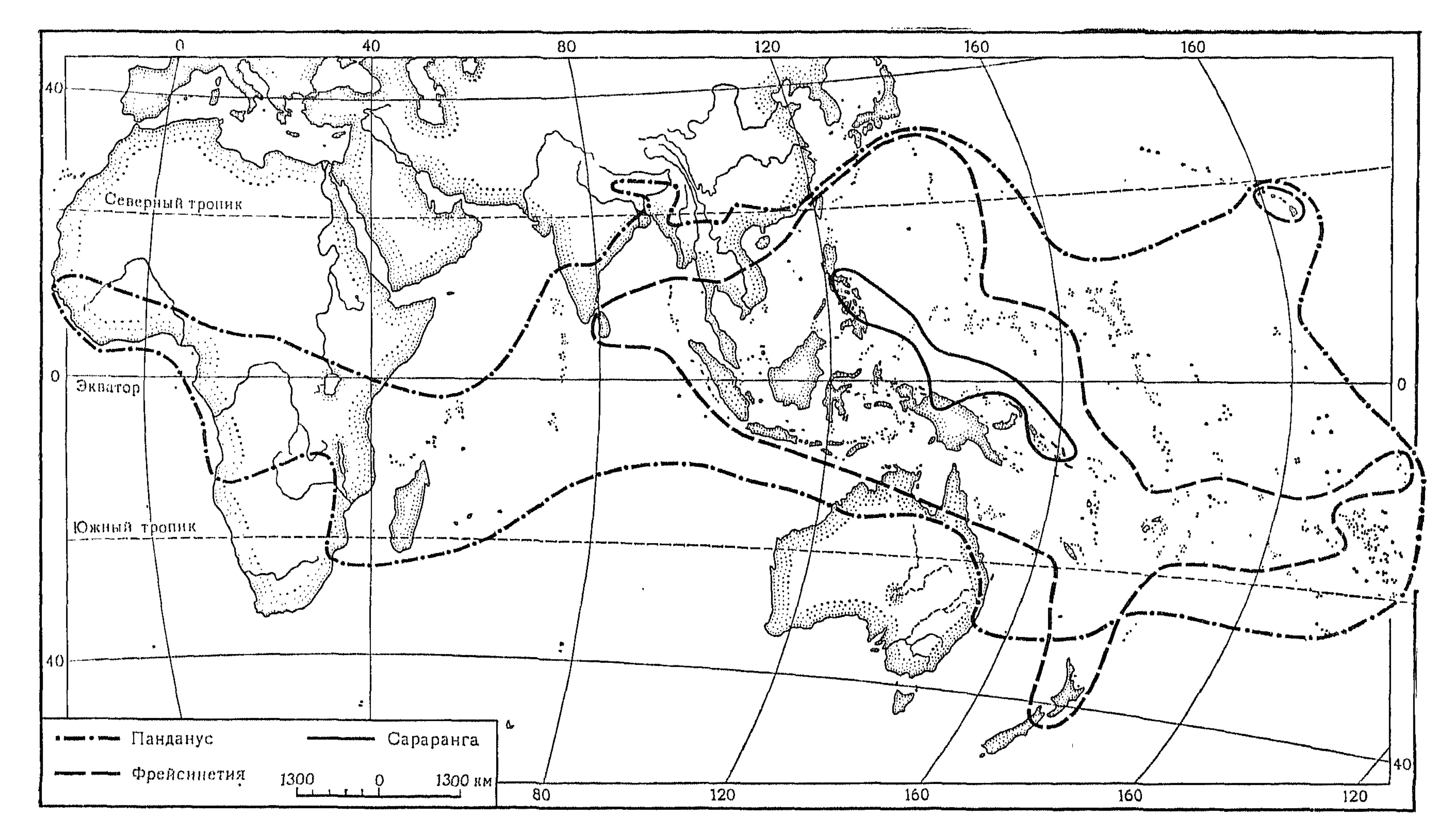


Рис. 251. Пандановые.

Пандануc вильчатый (Pandanus furcatus): *1* — общий вид; *2* — фрагмент листа; *3* — мужской початок; *4* — колонка с тычинками. Пандануc крупноплодный (P. macrocarpus): *5* — щитовидная мужская фаланга. Пандануc кровельный (P. tectorius): *6* — соплодие; *7* — женская фаланга из сросшихся костянок.



Карта 15. Ареалы родов пандадус, фрейсинетия и сараранга.

такие заросли тянутся на километры и настолько густы, что передвижение по реке на лодках становится невозможным. На Малакке и на Суматре причиной этого является, в частности, *пандадус винтовой* (P. helicopus), чьи стебли с густыми тонкими ветвями лишь на одну треть возвышаются над водой. Чтобы расчистить водный путь, местным жителям приходится вырубать поверхностную часть этих зарослей. Подводным, настоящим гидрофитом является и *пандадус Пейрьера* (P. peyrierasii), образующий густые заросли в сублиторальной зоне пресноводных водоемов на юго-востоке Мадагаскара. Семена этого пандануса прорастают под водой, полностью под водой развиваются и молодые растения с погруженными листьями, и только у зрелых особей верхние листья и соцветия выступают из воды. В ходе приспособления к водному образу жизни здесь даже сложился листовой диморфизм. Погруженные листья очень узкие, с 32 или меньшим числом продольных жилок; надводные — линейно-эллиптические, шириной до 5 см и с 80—82 жилками. Обширные сфагновые болота, которые можно назвать пандановыми, встречены на Северной Суматре и на острове Сулавеси на высоте 1700—1900 м.

Многочисленные виды пандануса входят в состав подлеска горных и высокогорных тропических лесов. Отмечается даже тенденция к увеличению их обилия по мере подъема в горы. Наряду с древовидными папоротниками панданусы часты в горных и моховых лесах, а также близ границы между последними и вышерасположенным поясом эрикоидных кустарников. В Индонезии, столь богатой вулканическими вершинами, отмечается частая встречаемость панданусов на склонах вулканов, по краям кратеров и вокруг сольфатар, где их стебли и листья бывают покрыты вулканическим пеплом.

Виды рода пандадус из столь различных местообитаний разнообразны и по внешнему виду. Наиболее заметной чертой габитуса панданусов являются ходульные корни (рис. 251, табл. 59). Во всем мире цветковых не найти другого рода, где эта своеобразная структура была бы выражена у столь большого числа видов — не у единичных, даже не у десятков, а у сотен представителей. Не удивительно, что панданусы с ходульными корнями, к тому же первыми встречавшие на океанических побережьях исследователей тропической природы, уже давно, более 300 лет назад, стали объектом внимания ботаников. Ходульные корни прибрежных панданусов справедливо характеризовались как важное приспособление в условиях периодически сильных, а иногда и ура-

ганных ветров. Способность этих корней-якорей противостоять нагрузкам как на разрыв, так и на сжатие (на излом) объясняли наличием в них механических тканей, с одной стороны, в кольце периферических проводящих пучков, с другой — в пучках, расположенных в центральной части корня. Позднее было показано, каким образом якорная функция ходульных корней проявляется и у панданусов, обитающих в местах, защищенных от сильных ветров. Дело в том, что для видов этого рода характерно не только отсутствие стержневого корня, но нередко также отмирание нижней надземной, всегда наиболее тонкой части ствола. В результате взрослый пандануе держится на ходульных корнях действительно как на ходулях, а сами ходульные корни не только поддерживают ствол с листвой, но и монопольно обеспечивают растение водой и необходимыми питательными веществами.

Ходульные корни у панданусов прямые и неветвистые и лишь после внедрения в почву сильно разветвляются. Некоторые из придаточных корней, обычно из числа отходящих от ствола выше других, не достигают почвы и остаются воздушными с кончиком, расширенным за счет мощного корневого чехлика. По свидетельству Ван Стеениса, у высоких панданусов такие корневые окончания, покрытые наслоениями пробки, могут быть размером с кулак, образуя с поселяющимися на них папоротниками и другими эпифитами «висячие цветочные горшки».

У некоторых видов пандануса придаточные корни развиваются не от ствола, а от его ветвей; достигая почвы и укореняясь в ней, они образуют столбовидные корни. Так, у *пандануса лабиринтного* (P. labirinticus) в лесах Суматры, по словам монографа пандановых Отто Варбурга (1900), одна особь образует иногда «форменный лес». У других видов сочетаются и ходульные и столбовидные корни. Наконец, некоторые виды с типично пальмовидным габитусом, как, например, *пандануc превосходный* (P. princeps), не образуют ни ходульных, ни столбовидных корней. Таким образом, первоначальное представление о ходульных корнях как общем признаке всех панданусов оказалось превратным.

В пределах обширного рода пандануc мы находим, наряду с наиболее обычными небольшой высоты (2—7 м) «деревцами» и «кустарниками» различных архитектурных типов, отдельные виды со стволом высотой до 30 м и больше. Самым крупным, очевидно, является новогвинейский *пандануc Джульянетти* (P. jiulianettii), даже средние по высоте экземпляры достигают 30 м. Разветвленную верхушку ствола с кроной из 3-метровых листьев у этого пандануса поддерживают толстые и необычайно длинные, до 13—14 м, ходульные корни.

Совершенно уникальный габитус (рис. 252) характерен для небольшой группы мадагаскарских панданусов, около 12 представителей которой составляют особую секцию рода (секция *акантостила* — Acanthostyla). На ранних этапах своего развития эти панданусы формируются как это свойственно остальным представителям рода: 3—4-метровый неветвящийся ствол несет в верхней части крупные, длиной до 9—10 м, листья типично панданового строения. Позднее, в ходе моноподиального нарастания ствола, на нем образуются тонкие боковые ветви, с каждым годом все более короткие и со все более мелкими листьями. Взрослое растение с прямым стволом высотой до 20 м несет пирамидальную крону, напоминая издали некоторые хвойные. Панданусы такого строения и получили название «кониферoидных». Такой тип развития и строения уникален не только в пределах семейства пандановых, но и среди однодольных в целом. С другой стороны, известны и бесстебельные, можно сказать травянистые панданусы — виды особой секции *фузиформа* (Fusiforma), распространенные в низкогорных лесах Малайи, Таиланда и Калимантана. Прямые листья этих видов длиной до 7—8 м пучком отходят от уровня почвы непосредственно от горизонтальных подземных побегов. Листья эти необычайно тверды; отсечь такой лист можно только несколькими энергичными ударами очень острым малайским ножом парангом. По краям листья усажены столь же твердыми и острыми колючками. Бесстебельные панданусы образуют труднопроходимые заросли за счет обильного образования вокруг материнского растения корневищных отпрысков.

Попутно следует отметить и другой своеобразный способ вегетативного размножения, обнаруженный недавно у трех мадагаскарских панданусов (Ж. Л. Гийоме, 1972). Это вивипария, или живорождение. На стеблях этих растений, редко приносящих семена, развиваются выводковые почки, а сформировавшиеся из них миниатюрные растеньица-детки, опадая на землю, укореняются и образуют вокруг материнского растения разновозрастную колонию.

К низкорослым представителям рода относится и удивительный, также мадагаскарский, вид *пандануc карликовый* (P. pygmaeus). Это как бы миниатюрная копия пандануса лабиринтного. На невысоком (до 60 см) стебле образуются расходящиеся во все стороны разветвленные, почти горизонтальные ветви, увенчанные на концах пучками тонких листьев. От этих ветвей вниз во множестве отходят прида-

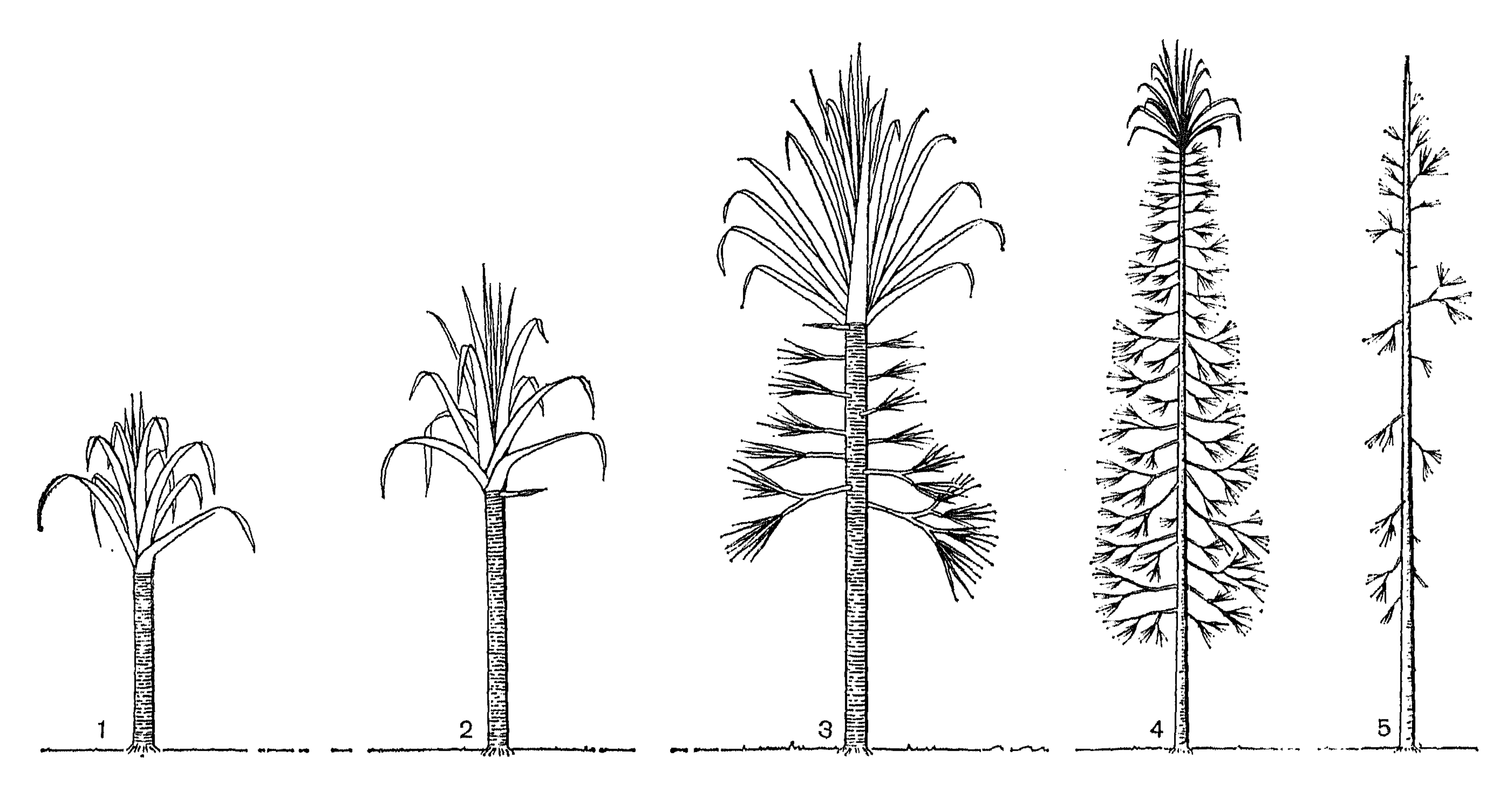


Рис. 252. Возрастные изменения (*1—5*) у «кониферондных» пандапусов из мадагаскарской секции аканто-стила (по Б. Стоуну, 1970).

точные воздушные корни. Ближайшие к стеблю, внедряясь в почву, образуют подобие столбовидных корней; отдаленные от него остаются воздушными.

Среди пандапусов есть и эпифиты. Это представители особой секции рода, состоящей всего из 5—6 видов,— секции *эпифитика* (Epiphytica), распространенные в тропических дождевых лесах примерно в той же небольшой области, что и бесстебельные пандапусы. Поселяясь вместе с эпифитными папоротниками и орхидными на деревьях (реже на скалах), эти пандапусы развивают на коротком толстом стволике листья длиной до 3 м. Стволик весь лохматый от сохраняющихся оснований листьев, в пазухах которых накапливаются вода и перегной.

Два вида *саранги* (Sararanga) не только по внешнему виду, но и по экологии сходны с типичными пандапусами. Одиночными растениями или небольшими группами они встречаются по берегам рек, на осветленных участках в дождевых лесах, на болотах, а также в более сухих местах, в частности на пожарищах, что свойственно и многим горным пандапусам. В горы сараранги поднимаются до 600 м. Сараранги относительно высокие пандановые (рис. 253): *сараранга глубоковыемчатая* (S. sinuosa) достигает 20 м, второй вид — *сараранга филиппинская* (S. philippinensis) — ниже, до 9 м. Это древовидные растения, в целом сходные с пандапусами, но без ходульных корней. Зато основание ствола у них несколько расширено и от него, как у многих пальм, в почву отходят многочисленные тонкие придаточные корни. Ствол гладкий, прямой и лишь в верхней части разветвляющийся на одном уровне на 2 или 3 ветви, каждая из которых может, в свою очередь, вильчато разветвиться. Как и у других пандановых, это ветвление в действительности является ложновильчатым и обязано пробуждению пазушных почек, когда верхушечная почка исчерпает себя на образование соцветия или отомрет при повреждении. Каждая конечная ветвь увенчана пучком четырехрядно и спирально расположенных листьев, достигающих 3-метровой длины.

Виды *фрейсинетии* (Freycinetia) значительно однообразнее пандапусов в своем приспособлении к условиям существования. Эти лианы в большинстве случаев являются обитателями тропических дождевых лесов, как низинных, так и горных, встречаясь от уровня моря до высоты 2500 м. Подобно плющам из семейства аралиевых, побеги фрейсинетий взбираются по стволам деревьев, иногда на большую высоту (некоторые виды до верхушек высоких деревьев), прикрепляясь к их коре своими придаточными корнями. У большинства видов листья скучены на концах тонких (диаметром до 1—2 см) побегов, но у некоторых они покрывают лиану почти от основания. И опять же, как плющи, фрейсинетии могут расти не только

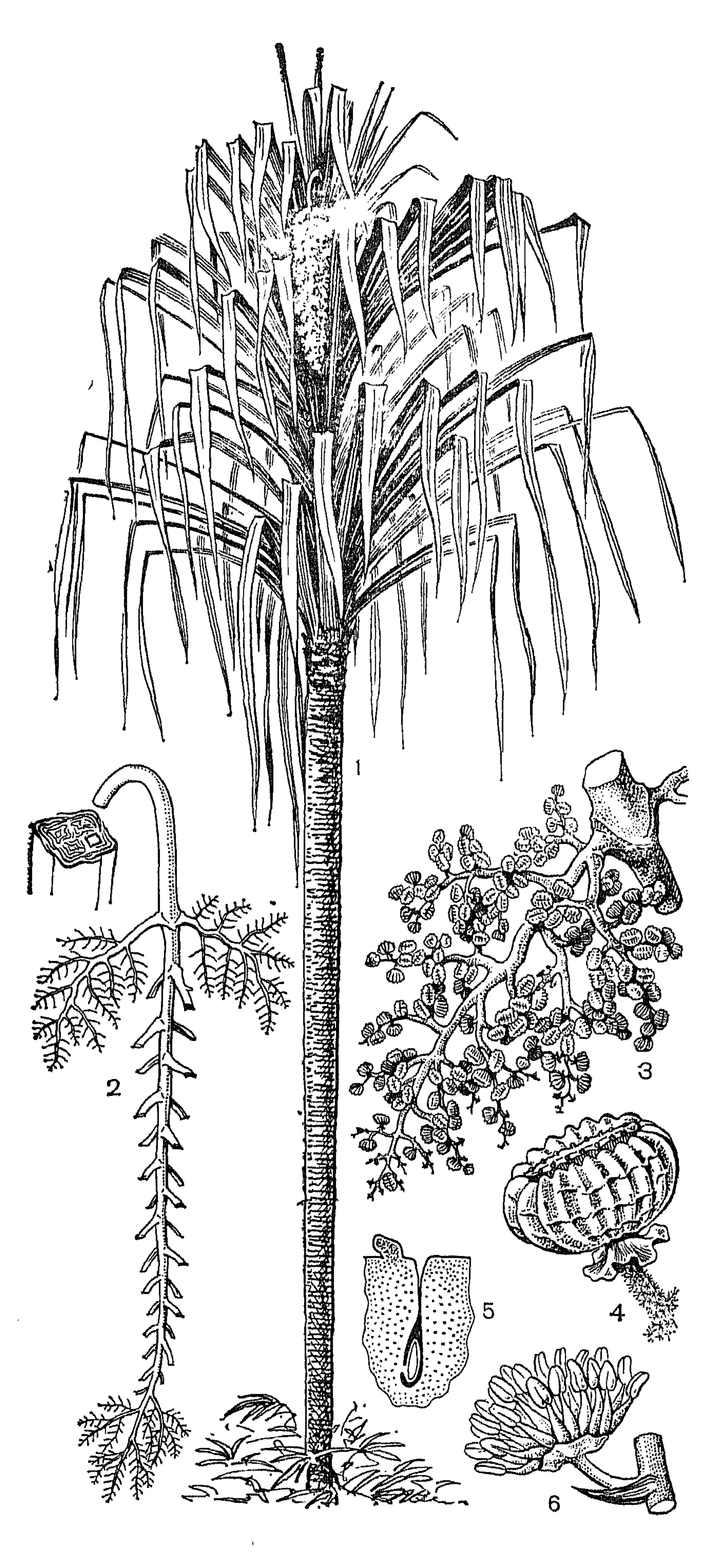


Рис. 253. Сараранга глубоковыемчатая (Sararanga sinuosa):

1 — общий вид; *2* — соцветие женского растения; *3* — плодоносящая ветвь этого соцветия; *4* — плод; *5* — гнездо завязи с семязачатком; *6* — мужской цветок.

как корнелазающие лианы, но и как растения наскальные и даже почвопокровные; в последнем случае они заменяют местами травяной покров, что характерно, в частности, для единственного вида Новой Зеландии — обычно высоко взбирающейся лианы — *фрейсинетии Бауэра* (F. baueriana).

О возможности существования видов фрейсинетии, относящихся к другим жизненным формам, свидетельствуют некоторые интересные единичные находки. Так, один из 24 видов рода, обитающих на Соломоновых островах, обычно растущий как лиана, был встречен в виде приютившегося на стволе диллении (Dillenia) эпифита со свисающими побегами. В форме полуэпифита в лесах Новой Каледонии была обнаружена эндемичная здесь лиана *фрейсинетия гидра* (F. hydra).

Общей, бросающейся в глаза особенностью всех пандановых, как указывалось выше, является винтовое расположение листьев: трехрядное у видов пандануса и фрейсинетии и четырехрядное в роде сараранга; у последнего молодые ветви отчетливо четырехгранные. В виде исключения у одной из культурных форм *пандануса полезного* (Pandanus utilis) листья оказались расположенными в два ряда. Обычно спирали листьев на всем протяжении ствола однонаправленные, но у одного из южновьетнамских панданусов было обнаружено периодическое изменение в направлении листовых спиралей, приуроченное каждый раз к образованию нового соцветия.

Листья пандановых в большинстве случаев крупные, длиной 3—5 м, а у отдельных видов пандануса и до 9 м. Такие листья могут иметь ширину до 20 см, а в основании даже до 40 см. С другой стороны, некоторым видам пандануса и фрейсинетии, например *фрейсинетии узколистной* (F. angustifolia, табл. 60, *2*), свойственны листья узкие, похожие на листья злаков. По форме листья цельные, большей частью продолговато-ланцетные или линейные, гораздо реже (у ряда фрейсинетий) эллиптические, как у новогвинейской *фрейсинетии эллиптической* (F. elliptica), листовая пластинка которой имеет длину 8—10 см и ширину 4—4,5 см. Типичный лист пандановых характеризуется весьма распространенным среди однодольных параллельным жилкованием без резко выраженной средней жилки, но лишь немногие из однодольных могут иметь столь большое число жилок, доходящее здесь у некоторых видов до сотни.

У всех видов семейства листья голые, но характерной их чертой являются колючки (шипики), расположенные по краям листа, а также снизу вдоль средней жилки (рис. 251). Безколючковые листья только у некоторых культи-

вируемых пандапусов. С другой стороны, в одной из гербарных коллекций был обнаружен образец *пандануса ароматнейшего* (Pandanus odoratissimus) с совершенно уникальной колючестью; здесь шипики не только покрывали всю нижнюю поверхность листа вдоль жилок (и располагались по его краям), но и были на верхней стороне листа.

У видов всех трех родов основание листа представляет собой более или менее выраженное стеблеохватывающее влагалище, в пазухе которого накапливается вода. Здесь у эпифитных панданусов и у многих наземных пандановых, зажатая между стволом и влагалищем, развивается и растет кверху сплющенная корневая система из разветвляющегося корня, отрастающего от стебля выше места прикрепления листа. Помимо всасывания накапливающейся в пазухах листьев воды с питательными веществами, окончания этих отрицательно геотропических корней, как и бородавковидных выростов (адвентивных корней) на стеблях и ходульных корнях многих панданусов, по мнению ряда авторов, выполняют функцию пневматофоров. Последние обеспечивают воздухом ткани сквозь мантию воды, стекающей по надземным частям растения в условиях постоянно высокой влажности под пологом дождевого леса. Так функционируют эти корни недолго; вскоре они отмирают и твердеют, превращаясь в торчащие вверх шипы.

Интересно отметить, что вода, накапливающаяся в пазухах листьев, очевидно, служит или местом выплода, или своеобразным водопоем для москитов, которыми кишат тенистые тропические леса. По наблюдениям Б. Стоуна (1967), на Марианских островах эти микроводоемы на стволах распространенного здесь *пандануса сомнительного* (P. dubius) привлекают к себе местный вид москита — аэдеса панданового (Aedes pandani), летающего и атакующего людей в дневное время.

Листья пандановых в большинстве случаев плотные и кожистые. У видов с крупными листьями их прочность обеспечивается сильным развитием механических тканей. Так, у сараранги глубоковыемчатой вдоль всего листа между жилками тянутся, как контрафорсы, подпирающие нижнюю и верхнюю гиподермы, мощные тяжи механической ткани, у многих других видов пандановых в прочный футляр из склеренхимы заключены сами проводящие пучки.

Из других признаков ксероморфной структуры, свойственной обеим сарарангам, многим видам пандануса и лишь немногим представителям рода фрейсинетия, следует назвать развитие толстой кутикулы, во многих случаях образующей выросты на поверхности листа, появление на эпидерме простых или ветвистых сосочков, подчас совершенно перекрывающих устьица (устьица у пандановых всегда с 4 побочными клетками), расположенные большей частью и с нижней и с верхней (в меньшем числе) стороны листа. Нередко устьица погруженные. Наконец, под верхней и под нижней эпидермой развита многослойная гиподерма.

Очевидно, именно ксероморфностью листьев сараранг и многих панданусов объясняется еще одна особенность их произрастания в природе, отмеченная рядом путешественников. Под сенью их крон почва обычно голая, лишенная растительности. Опадающие крупные плотные листья этих видов очень медленно перегнивают и, постепенно накапливаясь, образуют на почве слой толщиной до полуметра, создающий непреодолимую преграду для любых проростков.

Более нежные, менее плотные листья у пандановых тенистых тропических лесов — у большинства видов фрейсинетии и у некоторых панданусов.

Пандановые до недавних пор считались строго двудомными растениями. Лишь в самое последнее время был установлен ряд исключений. Б. Стоун (1968) обобщил сведения о наличии в однополых цветках ряда видов пандануса и фрейсинетии рудиментарных элементов другого пола, а в 1981 г. американский ботаник Пол Кокс подробно описал проявление истинной однодомности у фрейсинетии с островов Самоа и сослался на аналогичное открытие Б. Стоуна в отношении другого вида этого рода с Филиппинских островов.

Цветки пандановых собраны в соцветия. Наиболее примитивными из них являются соцветия видов сараранги. Это крупные, сильно разветвленные верхушечные повислые метелки с многочисленными цветками на коротких цветоножках и с прицветниками (рис. 253). Каких размеров могут достигать такие соцветия, показывает следующий пример. У высокого (до 20 м) женского экземпляра сараранги глубоковыемчатой, встреченного Б. Стоуном на одном из Соломоновых островов, метелка имела длину 2 м при цветоносе в 90 см. У мужских растений соцветия короче. Соцветия панданусов и фрейсинетий также однополые и в большинстве случаев верхушечные (реже пазушные), но, в отличие от рыхлых раскидистых метелок сараранги, это початки; сидячие и лишенные прицветников цветки здесь очень плотно расположены на более или менее утолщенной оси. У одних видов початки одиночные; у других соцветия сложные, с двумя, тремя и большим числом початков на разветвленной главной оси, с кистевидным или колосовидным их расположением. Сами початки при этом могут быть

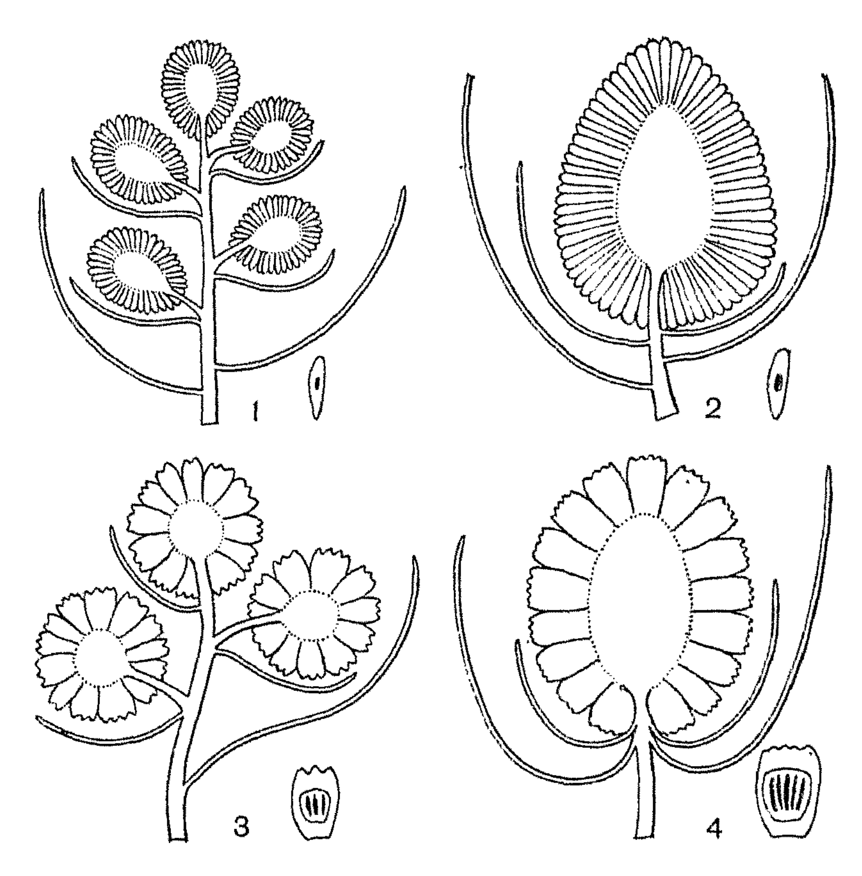


Рис. 254. Основные типы плодовых структур в роде панданус:

1 — кисть початков из свободных односемянных костянок; *2* — одиночный початок из свободных односемянных костянок; *3* — кисть початков, несущих фаланги — группы сросшихся костянок; *4* — одиночный початок, несущий фаланги (по Б. Стоуну, 1968).

или вытянутыми, или шаровидными — головчатыми. У многих видов фрейсинетии кисть початков имеет сильно укороченную главную ось. При этом початки на более или менее длинных цветоносах кажутся отходящими от верхушек листоносных ветвей пучками по 2, 3, реже больше, т. е. образуют ложный зонтик. Наконец, в самом основании соцветий пандануcов (рис. 254) и фрейсинетий (табл. 59, 60) всегда имеются скученные прицветники и среди них крупные кроющие листья, нередко ярко окрашенные.

Цветки в роде сараранга отличаются наличием короткой купулы, которую одни авторы рассматривают как рудиментарный околоцветник, другие — как преобразованные в эволюции и сросшиеся прицветнички. Андроцей мужских цветков сараранги представлен многочисленными тычинками. Гинецей в женских цветках паракарпный, из большого числа плодолистиков; у сараранги филиппинской их от 10 до 30, а у более мощной сараранги глубоковыемчатой — от 30 до 80. Каждому плодолистику соответствует сидячее рыльце, а в каждом гнезде развивается один семязачаток.

Цветки панданусов и фрейсинетий всегда голые и настолько сближены, что границу между отдельными цветками в ряде случаев установить крайне трудно. Более того, у многих видов обоих родов соседние цветки срастаются группами в обособленное образование, которое в литературе принято называть фалангами (греч. falanx — сустав, а также тесно сомкнутые линейные построения пехоты и конницы в Древней Греции и Македонии). Мужские цветки состоят из одних только тычинок, свободных или сидящих на особом выросте — колонке; на колонке кистевидно или в виде зонтика располагаются пыльники на укороченных нитях (рис. 251). Совершенно своеобразно расположение тычинок у *пандануса крупноплодного* (P. macrocarpus); верхняя часть колонки в его мужских цветках щитовидно расширена и несет на внутренней стороне щитка многочисленные пыльники, подобно тому как располагаются спорангии на щитках стробилов хвощей. Гинецей женских цветков или паракарпный, образованный несколькими сросшимися в нижней части плодолистиками, или мономерный (точнее, псевдомономерный). Рыльца на коротких столбиках или сидячие. Женские соцветия у панданусов, как правило, значительно более крупные, чем у фрейсинетий. Отличаются эти два рода и по числу формирующихся семязачатков; у видов пандануса на плаценте каждого плодолистика развивается, как правило, один семязачаток, у фрейсинетий — всегда от нескольких до многих.

Недавние исследования показали, что у некоторых панданoвых, в частности у ряда панданусов, в строении гинецея проявляются необычайно примитивные черты: плодолистики в верхней части остаются несросшимися и в этом месте по их краям развивается диффузная рыльцевая поверхность с массой переплетающихся железистых волосков; при прорастании пыльцевого зерна пыльцевая трубка проходит сквозь этот слой волосков и оказывается в расположенной над семязачатком полости, заполненной в период цветения студенистой массой. Такое строение, как известно, характерно для ряда весьма примитивных двудольных. Наконец, как отмечено выше, у некоторых видов того и другого родов в цветках иногда наблюдаются слабо дифференцированные элементы другого пола. Анализируя данные о строении репродуктивных органов у панданoвых, Б. Стоун (1968) приходит к предположению, что предковые формы панданoвых должны были иметь метельчатые соцветия с обоеполыми цветками.

Приспособления к опылению у панданoвых еще мало исследованы. Считается, что виды панданусов, образующие заросли на открытых местах (на побережьях, болотах), опыляются ветром, чему благоприятствуют большие количества продуцируемой пыльцы. Иначе обстоит дело у большинства представителей всех трех

родов, обитающих в лесах. Вечнозеленые тропические леса, отмечает известный знаток тропической природы Э. Дж. Корнер (1964), кишат насекомыми, и ветроопыляемые растения здесь столь редки, что их трудно даже найти. Опылителями пандановых в этих условиях являются скорее всего насекомые. Яркий цвет кроющих листьев, неровная бородавчатая поверхность пыльцевых зерен, наконец, аромат, испускаемый соцветиями, особенно мужскими,— все это приспособления к насекомоопылению. Благоухающими являются соцветия пандануса кровельного и микронезийского *пандануса душистого* (P. fragrans); резким, неприятным для человека запахом отличаются соцветия *пандануса вонючего* (P. foetidus) и т. д. Некоторые виды фрейсинетии приспособлены к опылению птицами и летучими мышами. Тех и других привлекают как источник питания расположенные в основании соцветий этих видов прицветники, превращенные в мясистые сахаристые придатки.

Опыление летучими мышами из рода цинаптерус (Cynopterus) было установлено еще в конце прошлого века в тропическом ботаническом саду Бьютензорг (остров Ява) у одной из самых мощных в роде лиан — *фрейсинетии замечательной* (Freycinetia insignis). Соцветия ее (табл. 60, *1*) раскрываются вечером. При этом неяркие кроющие листья и наружные прицветники отгибаются и открывают початки и расположенные под ними внутренние прицветники, превращенные в розовые питательные придатки. Раскрывающиеся соцветия начинают испускать характерный аромат с примесью запаха плесневеющих плодов. В течение ночи вблизи соцветий наблюдается активность летучих мышей; утром на соцветиях обнаруживаются следы когтей этих посетителей, а мясистые придатки оказываются в большей или меньшей степени отгрызенными.

Опыление птицами изучено у другого, также малезийского вида — *фрейсинетии веревковидной* (F. funicularis), соцветия которой раскрываются утром на дневные часы и лишены аромата. Птиц привлекают здесь необычайно яркие огненно-красные прицветники. В целом и мужские и женские соцветия с пучками из 2—3 (золотисто-желтых мужских или зеленых женских) початков в центре и с пламенным окружением из прицветников создают впечатление причудливых одиночных цветков. В Бьютензорге, где проводились наблюдения, постоянным посетителем соцветий этой фрейсинетии оказалась небольшая, размером с зяблика, птица из отряда воробьиных бюль-бюль золотобрюхий (Pycnonotus aurigaster). Птица садится на прочные наружные прицветники, стараясь добраться до мясистых внутренних прицветников — придатков, погружает свою головку в углубление между початками и их защитным обрамлением и при этом собирает на перьях лба, щек или шеи пыльцу, а при последующем посещении женских растений опыляет женские цветки. В отношении гавайской *фрейсинетии древовидной* (F. arborea) высказано мнение об опылении не только птицами, но и крысами; во всяком случае, усы и мех крыс — постоянных посетителей этой фрейсинетии — часто бывают опушены ее пыльцой.

Плоды у панданусов и сараранги — костянки, у фрейсинетии — ягоды. У сараранги костянки свободные, мелкие (не крупнее 2 см), многокосточковые. При этом многочисленные дисковидные косточки образуют в мясистом мезокарпии изогнутые четковидные ряды. Экзокарпий костянок яркий: оранжевый у сараранги глубоковыемчатой, леденцово-красный у второго вида.

Из плотного женского соцветия панданусов формируется ананасовидное соплодие из прижатых друг к другу костянок. У видов со сросшимися завязями последние выделяются даже на поверхности соплодия в виде очерченных отдельностей (рис. 254); при распадении соплодия они целиком отделяются от его оси, а при прорастании заключенных в них семян образуют в ряде случаев целый пучок проростков. Утолщенная ось соплодия у одних видов деревенеет, у других остается мясистой. Сами костянки, особенно при головчатом характере соплодия, имеют обратнопирамидальную форму и у многих видов несут на расширенной наружной поверхности отвердевший столбик. В костянке панданусов только одна-единственная косточка, даже у видов, у которых женские цветки срастаются в фалангу.

Размеры и масса соплодий в роде пандапус варьируют от маленьких (диаметром около 2 см) головок до огромных и тяжелых початков, как, например, у *пандануса простого* (Pandanus simplex). Одиночный початок этого растения достигает в длину 60 см при ширине до 20 см и массы в 25 кг. Значительно меньше и размеры и масса початков у фрейсинетий. Их гибкие и тонкие плодоносные побеги не смогли бы удержать крупные и тяжелые соплодия. Початки фрейсинетий состоят из плотно расположенных на утолщенной оси многосемянных ягод.

Семена пандановых мелкие, с маленьким зародышем и обильным эндоспермом.

Плоды пандановых распространяются у одних представителей водой, у других — животными. Водами океана разносятся плоды панданусов, обитающих на океанических побережьях. Такие плоды с воздухоносной тканью

(аэренхимой) в наружной части мезокарпия, богатые и волокнистой тканью, и с семенами, защищенными прочным, почти водонепроницаемым эндокарпием, способны держаться на плаву месяцы, возможно и до года. С этим связана распространенность многих из таких видов не на одном, а на группе иногда значительно удаленных друг от друга островов. Распространением плодов океаническими течениями, по-видимому, можно объяснить и широкое распространение таких из названных уже прибрежных видов, как панданус кровельный и панданус многоглавый.

Интересно допущение английского ботаника Генри Ридли (1930) о возможности расселения водных (речных) панданусов из одной реки в другую рыбами. Так, соплодия упомянутого выше пандануса винтового, опадая в воду, вскоре распадаются в ней на отдельные плавучие тускло-зеленые костянки, столь мелкие (длиной около 6 мм), что их легко могут заглотнуть даже некрупные рыбы. В этом случае твердая косточка должна служить надежной защитой для заключенного в ней семени. Рыбы так любят эти плоды, что малайцы издавна используют их как приманку в рыболовных ловушках.

Лесные представители рода панданус, а также виды фрейсинетии и сараранги расселяются с помощью животных. С приспособлением к орнитохории, очевидно, связан более или менее яркий, контрастирующий с зеленью листвы цвет соплодий и плодов многих видов пандановых — красный, оранжевый, желтый и т. д. Иногда крупные соплодия даже разноцветны. Так, по наблюдениям Б. Стоуна на Марианских островах, зрелые соплодия пандануса сомнительного в нижней части сизовато-пурпурные, в средней — каштановые и на верхушке — оранжевые.

Птицы поедают ягоды видов фрейсинетии и при этом, несомненно, разносят их семена. Семена гавайской фрейсинетии древовидной, например, находили (иногда в изобилии) в желудках у ряда пернатых Гавайских островов — гавайской вороны (Corvus tropicus), местного гавайского медососа (Acrulocereus), попугайноклювой гавайской цветочницы (Psittacrostris). Ягодами новозеландской фрейсинетии Бауэра питаются новозеландский медосос (Prosthemadura novaezelandiae), попугай нестор (Nestor meridionalis) и филиппинский пастушок (Rallus philippensis). Опавшие на почву плоды некоторых панданусов поедают, а семена их при этом, по-видимому, частично разносят и четвероногие, в частности дикие свиньи, белки, крысы. В качестве возможных распространителей костянок и ягод пандановых называют также летучих мышей, сухопутных крабов и улиток.

Хозяйственное применение имеют многие виды пандануса, но в подавляющем большинстве случаев — это полезные растения лишь местного использования, основанного на жизненном опыте многих поколений аборигенов. При этом в той или иной степени находят применение практически все части этих растений: в одних случаях их мясистые и богатые протеинами, жирами и витаминами плоды и соплодия; в других — листья, цветочные почки или целые соцветия, семена и легкая «древесина» стеблей или их ходульные корни. Съедобные плоды используют в пищу, пищевым продуктом служат также листья некоторых панданусов (как овощ или ароматическая приправа), жесткие листья многих видов являются источником волокнистого материала для различных кустарных изделий (мешков, корзин, матов, циновок, веревок, шляп, поясов, парусов, сетей и т. д.) или целиком идут на покрытие кровель хижин.

Разнообразно используют части разных панданусов в народной медицине. Незрелые и зрелые плоды, мужские соцветия, листья, отвары из корней применяют местные лекари от разных болезней. В этой области народный опыт причудливо переплетается с древними обрядами и колдовством.

Не ограничиваясь сбором полезных частей панданусов непосредственно в местах их естественного произрастания, аборигены высаживают некоторые виды вблизи от мест проживания. По свидетельству Ван Стееписа, при расчистке участков тропического леса под посевы и посадки папуасы Новой Гвинеи не только бережно сохраняют заросли панданусов, остающиеся на полях или по их краям, но и высаживают здесь дополнительно их семена, так что иногда трудно определить, какие из панданусов представляют бывший здесь девственный лес, а какие высажены.

Бóльшее экономическое значение имеет ряд видов пандануса, распространившихся в культуре в тропических областях за пределы своих ареалов и представленных в ряде случаев большим или меньшим числом культурных форм. Панданус кровельный — вид малезийско-тихоокеанского происхождения, но в настоящее время многие его культурные формы широко распространены в культуре от Аравийского полуострова на западе до далеких островов Океании на востоке в основном как источник волокнистого материала. Культивируется он и как пищевое растение, и на островах часто является единственной плодовой культурой. Растения этого вида полезны и в другом отношении: цветки, почки и листовые влагалища употребляются как овощ и как примесь к бетелю, сами листья — как приправа к рису, а также как

лечебное средство при кожных заболеваниях и даже (в составных лекарствах с другими продуктами растительного происхождения) при проказе. Маслу из семян этого пандануса приписывают стимулирующее действие. Пандапус полезный — вид мадагаскарского происхождения — возделывают как волокнистое растение уже более столетия, кроме тропических областей Африки и островов Индийского океана, также в Южной и Центральной Америке и на островах Карибского бассейна. Волокно листьев этого пандануса идет на изготовление тканей, плетений, бумаги, мешков для зерен кофе и для тростникового сахара. Из африканских видов наибольшее применение имеет *пандапус канделябровый* (Pandanus candelabrum), листья которого используют для плетения корзин, кулей, для набивки матрацев, а «древесину» — на топливо и для изготовления плотов. Наконец, целый ряд видов пандануса, в меньшей степени фрейсинетии находят применение как растения декоративные. Панданусы причудливого вида выращивают в странах с влажным тропическим климатом в садах, парках, в ряде случаев в виде живых изгородей по краям рисовых полей.

В областях умеренного климата наиболее часты в оранжереях панданусы полезный и кровельный, *пандапус тихоокеанский* (P. pacificus), оригинальный пандапус карликовый и др. На рисунке 251 изображен эффектный индийский вид *пандапус вильчатый* (P. furcatus), выращенный в тропической оранжерее Ботанического института АН СССР в Ленинграде. Своеобразны пестролистные культурные формы, в частности *пандапус Вича* (P. veitchii), привезенный в Европу в 1868 г. известным английским садоводом Джеймсом Вичем из Полинезии. Листья этого оригинального пандануса, являющегося, очевидно, одной из форм пандануса кровельного, по краям имеют белые или серебристо-белые полосы.

ПОРЯДОК РОГОЗОВЫЕ (TYPHALES)

СЕМЕЙСТВО РОГОЗОВЫЕ (TYPHACEAE)

Это семейство, включающее всего 2 рода и от 30 до 40 видов, распространено почти по всему земному шару, но преимущественно в северном полушарии.

Рогозовые представляют собой многолетние, довольно крупные водные или болотные травы с длинным, горизонтально ползучим корневищем, обильно симподиально ветвящимся и покрытым двумя рядами катафиллов. Стебли у них цилиндрические или вальковатые. Листья расположены по всему стеблю (у *ежеголовника* — Sparganium) или же сосредоточены у его основания, приземные, или базальные (у *рогоза* — Typha, рис. 255). Они линейные, иногда ремне- и лентовидные, билатеральные или дорсивентральные, кожистые, реже мягкие, цельнокрайние, в основании с влагалищем, к верхушке постепенно суживающиеся. Устьица парацитные. Сосуды есть во всех частях растений, имеют лестничную перфорацию. Цветки актиноморфные, мелкие, однополые и однодомные, очень многочисленные, собраны в шаровидные головки у ежеголовника или цилиндрические початки у рогоза и находятся на одном растении друг над другом. Верхние части соцветия всегда мужские, нижние — женские. Околоцветник простой, состоит из линейных или лопатчатых чешуй либо многочисленных волосков, но иногда отсутствует. В мужских цветках обычно 3, реже от 1 до 8 тычинок. Тычиночные нити свободные или сросшиеся. Пыльники сидят по бокам короткого и широкого закругленного наверху связника, прикреплены к нему своим основанием и вскрываются продольной щелью. Пыльцевые зерна одиночные или собраны в тетрады; оболочка их с поровидной апертурой, сетчатая, со скульптурной мембраной. Гинецей у ежеголовника ценокарпный, псевдомономерный или состоит из 2, редко из 3 фертильных плодолистиков с одним висячим семязачатком в каждом гнезде. Что касается гинецея рогоза, то многие ботаники признают его истинно мономерным, состоящим из одного плодолистика, а другие считают его псевдомономерным, с полностью редуцированным вторым плодолистиком. Столбик у ежеголовника короткий, с 1 или 2 длинными рыльцевыми ветвями. У рогоза столбик длинный, с однобоким лопатовидным или линейным рыльцем. Плоды у ежеголовника представляют собой костянки с сухим, губчатым экзокарпием и твердым эндокарпием, в то время как у рогоза они ореховидные. В каждом плоде 1, реже 2—3 семени. Семена с маленьким прямым зародышем, находящимся в середине обильного мучнистого эндосперма, и очень тонким периспермом.

Семейство рогозовые в принятом здесь более широком объеме состоит из двух подсемейств: собственно *рогозовые* (Typhoideae) и *ежеголовниковые* (Sparganioideae). Большинство авторов рассматривает эти 2 подсемейства как самостоятельные семейства — *рогозовые* (Typhaceae) и *ежеголовниковые* (Sparganiaceae). X. Халлир

еще в 1912 г. предложил объединить рогозовые и ежеголовниковые в одно семейство, что нашло подтверждение в морфологических исследованиях Д. Мюллер-Доблие (1970) и было принято Ф. Эрендорфером (1978) в последнем, переработанном издании классического немецкого учебника Страсбургера.

Подсемейство рогозовых характеризуется простыми прямостоячими стеблями с верхушечными соцветиями в виде цилиндрических длинных початков. Плоды рогозовых — орехи, сидящие на длинной ножке, покрытой длинными волосками, способствующими распространению ветром, в то время как у ежеголовниковых стебли обычно ветвистые, реже простые, иногда плавающие, цветки собраны в некрупные, многочисленные и обычно пазушные головки, в свою очередь расположенные в колосовидное или сложное метельчатое соцветие. Плоды ежеголовниковых — сухие костянки, лишенные приспособлений к распространению ветром.

Подсемейство рогозовые включает только 1 род — *рогоз* (Typha), в котором насчитывается до 15 видов. Они распространены в субарктическом, умеренном и тропическом поясах, доходят на севере до полярного круга, а на юге до южной оконечности Южной Америки, Тасмании и Новой Зеландии, поднимаясь в горы до высоты 2250 м над уровнем моря. Наибольшее количество видов известно в Евразии. В Америке и Африке обитают по 4 вида, в Австралии, Тасмании и Новой Зеландии — 1 вид (*рогоз восточный* — T. orientalis). Самыми распространенными видами являются *рогоз широколистный* (T. latifolia) и *рогоз узколистный* (T. angustifolia), обитающие как в Старом, так и в Новом Свете (рис. 255).

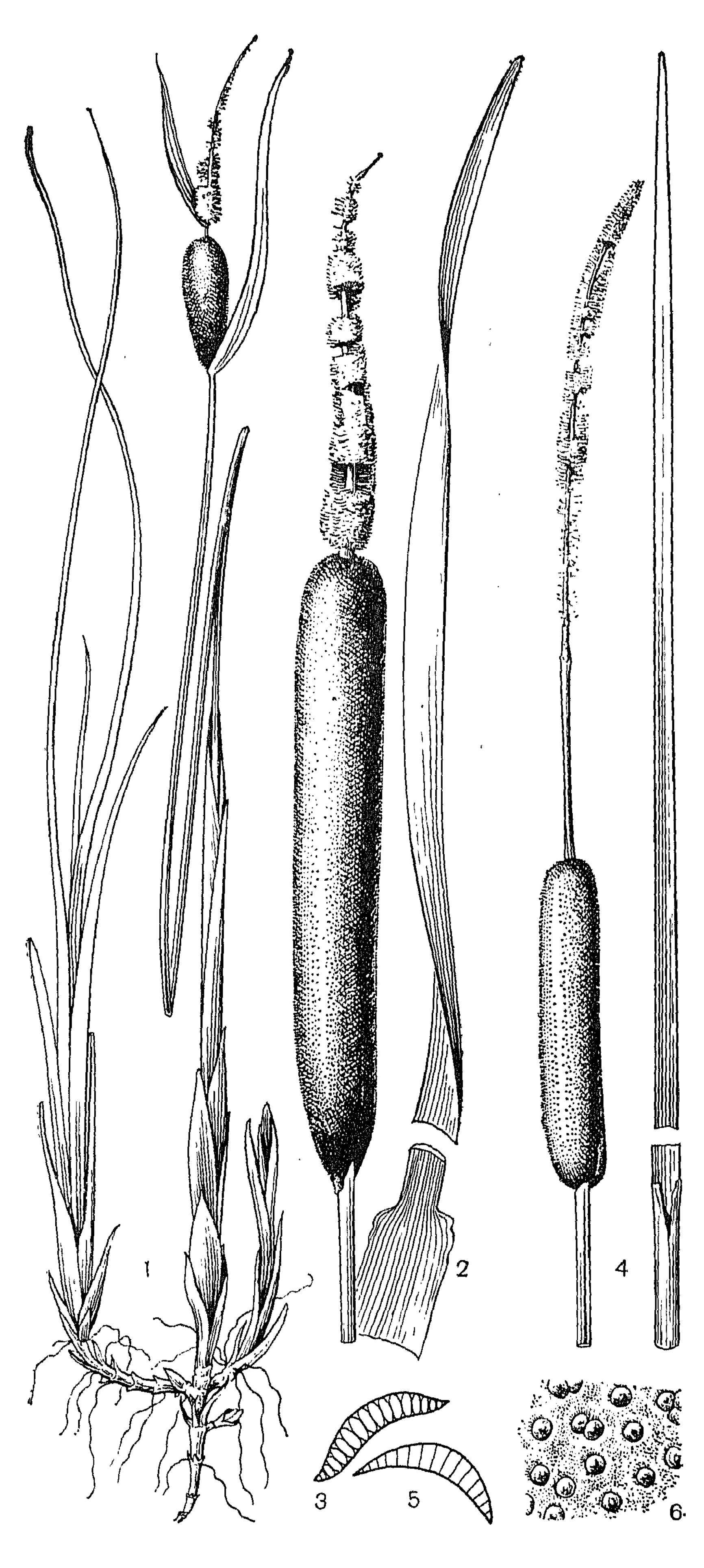


Рис. 255. Рогоз (Typha).

Рогоз малый (T. minima): *1* — общий вид. Рогоз широколистный (T. latifolia): *2* — соцветие и лист; *3* — поперечный срез листа. Рогоз узколистный (T. angustifolia): *4* — соцветие и лист; *5* — поперечный разрез листа; *6* — ячейки на поверхности женской части соцветия, образованные осенью булавовидными цветками.

Корневище у рогоза толстое. От него отходят корни двоякого рода: одни из них, тонкие и сильно разветвленные, находятся в воде, используют из нее питательные вещества и участвуют в образовании сплавин; другие уходят в грунт и служат для закрепления растения, а также использования питательных веществ почвы. Стебли у них толстые, высотой до 3 м у рогоза широколистного, иногда до 6 м у среднеазиатского и индогималайского *рогоза слонового* (T. elephantina). Реже стебли тонкие и невысокие, до 75 см у *рогоза малого* (T. minima). В основании они луковицеобразно утолщенные.

Листья рогоза всегда вверх направленные, светло- или сизовато-зеленые, базальные, на адаксиальной стороне плоские или слабовогнутые, на абаксиальной — более или менее выпуклые. Верхние из них с помощью длинных влагалищ (у рогоза широколистного длиной до 75 см, даже более) плотно охватывают значительную часть стебля, производя впечатле-

ние стеблевых листьев. Длиной они обычно превосходят стебель с соцветиями. У вполне развившегося листа длина может составлять 3—4 м, включая его подводную часть. Большинство видов имеют листья шириной 0,9—2 см. Самые широкие листья у рогоза слонового (3—4 см), самые узкие — у рогоза малого (1—2 мм). Причем нормально развитые листья у рогоза малого встречаются только на вегетативных побегах. Цветоносные стебли несут лишь влагалища с сильно редуцированными листовыми пластинками (рис. 255). Длинные и узкие листья рогоза прикреплены в самом основании стебля, тем не менее они хорошо противостоят сильным ветрам благодаря двум приспособлениям. Первое, физиологическое, состоит в том, что клетки внутренней стороны влагалища выделяют слизь, предохраняющую лист и стебель от трения. Второе заключается в винтообразной скрученности листовой пластинки, образующей 2—3 оборота (рис. 255, *2*). Такой лист при порывах ветра немного вытягивается, а ток воздуха благодаря спиралям разбивается на несколько частей и теряет свою первоначальную силу. В листьях, как и в других частях растения рогоза, проходит сложная система воздухоносных каналов, разделенных на квадратные камеры поперечными перегородками. По этим каналам в растение доставляется воздух и обеспечивается газообмен. На поперечном срезе листа хорошо видны от 9 до 20 таких каналов (рис. 255, *3*, *5*). В основной паренхиме корневища, стебля и листьев имеются клетки, содержащие скопления игольчатых, заостренных на обоих концах кристаллов оксалата кальция (рафиды).

Цветки рогоза на длинной цветоножке, собраны на верхушке стебля в цилиндрические початки: мужские — в верхней части соцветия, женские — в нижней, сидящие в пазухах опадающих прицветников. Мужские части початка рыхлые и узкие, могут быть короче или длиннее женских. Они отделены от женских частей довольно большим промежутком, который у *рогоза южного* (T. australis) составляет 2—10 см. У рогоза широколистного обе части початка практически примыкают друг к другу, так как промежуток не превышает в длину 0,5 см. Цветки обычно окружены различным числом тонких волосков или удлиненных лопатовидных чешуй, рассматриваемых иногда как видоизмененный околоцветник (у рогоза малого мужские цветки голые). Тычинок в мужских цветках 3, реже 1—8; их белые нити срастаются почти до верхушки; пыльники линейные, длиной 2—3 мм (рис. 256, *1*), с зелеными связниками. После вскрывания и рассеивания пыльцы они скручиваются вдоль своей оси. Пыльцевые зерна одиночные или

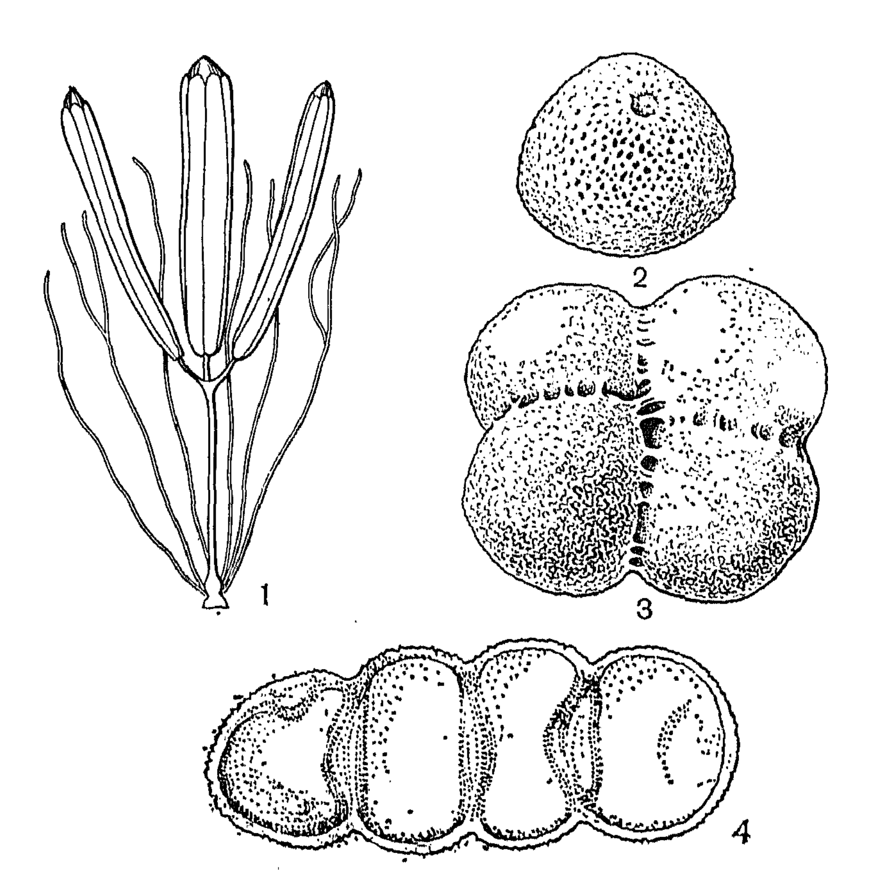


Рис. 256. Рогозовые.

Рогоз узколистный (Typha angustifolia): *1* — мужской цветок. Ежеголовник прямой (Sparganium erectum): *2* — пыльцевое зерно. Рогоз широколистный (T. latifolia): *3*, *4* — тетрады пыльцевых зерен.

анастомозами скульптурного слоя экзины соединены в квадратные или линейные тетрады (рогоз широколистный, рис. 256, *2*—*4*). Женская часть початка густая, плотная и крупная, ее поверхность бархатистая, светло- или темно-коричневая, иногда почти черная (в зависимости от окраски огромного количества выступающих рылец и прицветников). В женской части соцветия рогоза содержат цветки трех типов (рис. 257): плодущие длиной 3—9 мм, с веретеновидной завязью, стерильные, очень похожие на плодущие, но отличающиеся стержневидной завязью с недоразвитым семязачатком; неплодущие, булавовидные цветки. Весной и летом эти булавовидные цветки не видны, к осени у многих видов они разрастаются и удлиняются, образуя на поверхности окруженные волосками ячейки. После опадения рылец эти цветки защищают развивающиеся семена от сжатия и влаги. Околоцветник женских цветков состоит из многочисленных тонких и длинных, членистых неветвистых волосков.

Плоды рогоза мелкие, веретеновидные или удлиненно-яйцевидные, односемянные, с остающимся столбиком, снабжены летучкой из длинных волосков, раскрываются продольной щелью.

Второе подсемейство — ежеголовниковые — также представлено одним родом — *ежеголовником*, или *ежеголовкой* (Sparganium). Известно около 15—20 видов ежеголовника, широко

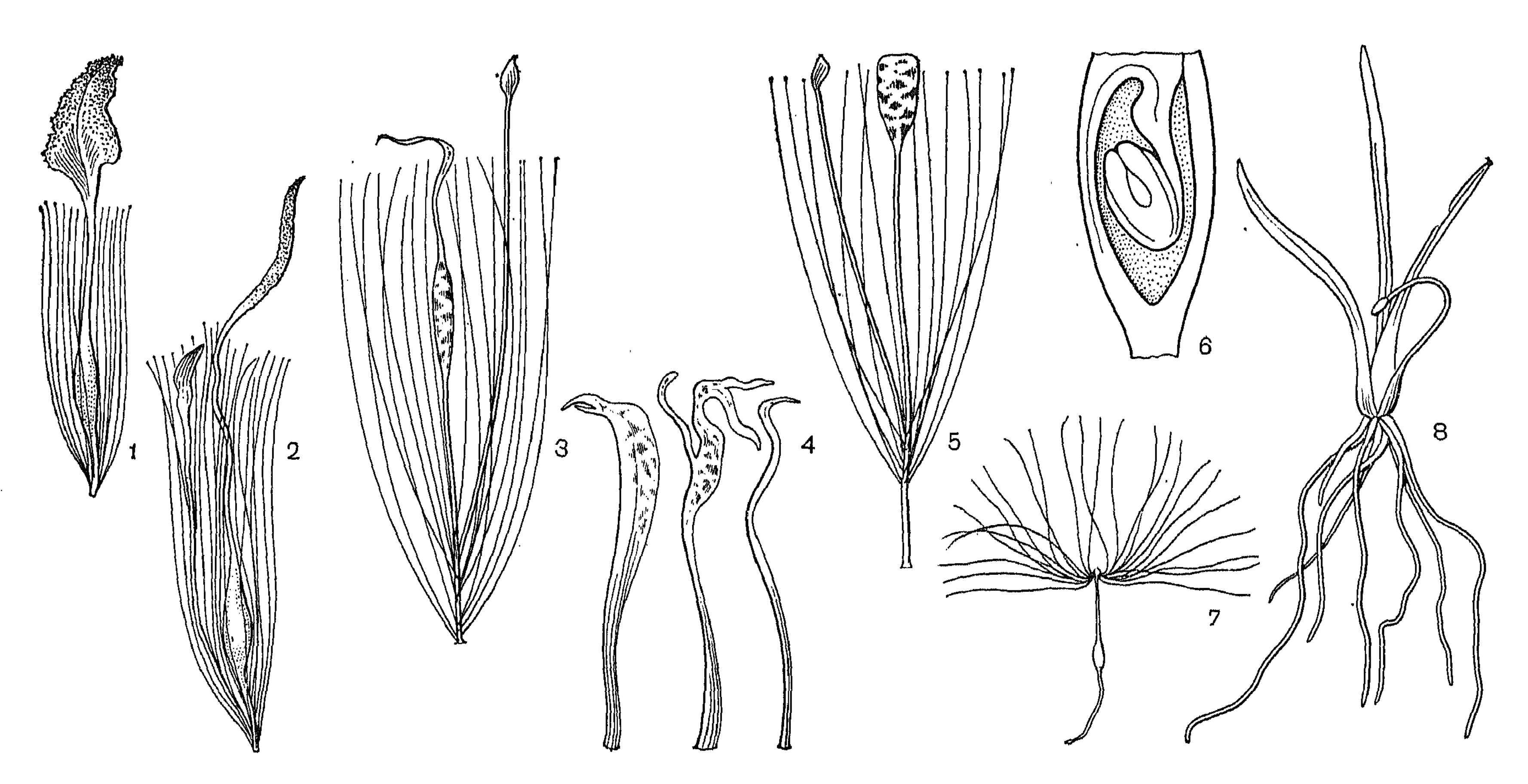


Рис. 257. Рогоз (Typha).

Рогоз широколистный (T. latifolia): *1* — женский цветок. Рогоз узколистный (T. angustifolia): *2* — женский плодущий цветок; *3* — стерильный цветок. Рогоз доминиканский (T. domingensis): *4* — прицветные чешуйки. Рогоз узколистный: *5* — неплодущий, булавовидный цветок; *6* — семязачаток. Рогоз широколистный: *7* — плодик в «полете». Рогоз Шуттлеворта (T. shuttleworthii): *8* — проросток.

распространенных в субарктических, умеренных и субтропических областях северного полушария. В южное полушарие (Австралия и Новая Зеландия) заходят всего 2 вида. Ежеголовник имеет тонкое шнуровидное корневище с двумя типами корней, как у рогоза. Стебли могут быть ветвистыми или простыми (рис. 258), прямостоячими или плавающими. Иногда они мощные, длиной 1,5—2 м у *ежеголовника прямого* (S. erectum) или же более тонкие и слабые, длиной всего 8—30 см у *ежеголовника малого* (S. minimum).

Листья стеблевые. У прямостоячих форм они незначительно превышают стебель и, постепенно уменьшаясь, переходят в кроющие листья соцветия — брактеи. Многие виды ежеголовника имеют погруженные формы, обитающие в глубоких или сильно текучих водах. У этих растений лентовидные листья, длиной до 2 м, а шириной всего лишь от 0,1—0,3 до 1,5—3 см (отсюда название рода, происходящее от греч. sparganon — лента). Листья этих форм или целиком погружены в воду, или верхняя часть их находится на поверхности воды, где они образуют настилы. Прямостоячие листья на абаксиальной стороне чаще килеватые (на поперечном сечении иногда треугольные). Плавающие листья обычно плоские. Все части растения снабжены системой разделенных на камеры воздухоносных каналов, обеспечивающих аэрацию.

Цветки у ежеголовника сидячие или на ножках, собраны в небольшие, диаметром около 1,5 см (в плодах до 2,5 см), шаровидные пазушные или внепазушные головки (рис. 258, 259). В плодах эти головки напоминают ежа (отсюда русское название ежеголовник или ежеголовка), благодаря тому что торчащие в разные стороны и тесно сближенные плоды обычно в верхней части сужены и сохраняют остатки столбика. Головки, в свою очередь, собраны в простое колосовидное или сложное метельчатое соцветие, большей частью ветвящееся, длиной иногда 70 см. Они могут быть скученными или расставленными, нижние на ножках, верхние преимущественно сидячие, обычно многочисленные; реже как женских, так и мужских головок 2—4, редко 1. Околоцветник состоит из 3—6, реже 1—2 свободных линейных или лопатчатых чешуй (рис. 258, *3—4*). У одних видов (ежеголовник прямой) они плотные, на верхушке светло- или темно-коричневые до черных, у других (*ежеголовник всплывающий*, или *простой* — S. emersum) — тонкие, бледно окрашенные или бесцветные. Мужские цветки имеют 3, реже 1—8 тычинок; их тычиночные нити, в отличие от рогоза, свободные или срастающиеся лишь основаниями; пыльники линейные. Пыльцевые зерна одиночные (рис. 256, *2*). Околоцветник женских цветков после цветения сохраняется. Плоды односемянные, но иногда и 2-, 3-семянные.

По своей экологии рогоз и ежеголовник относятся к числу воздушно-водных гидрофитов с погруженной в воду нижней частью стебля. Растут они по берегам, главным образом топким, рек, озер, прудов, стариц, каналов, водохранилищ, на болотах, в сырых заболоченных местах, но преимущественно в мелких стоячих или медленно, реже быстро текучих (ежеголовник), пресных, иногда слабосолоноватых, мягких водах. В тех случаях, когда рогоз выходит в открытую воду, он образует густые чистые заросли. Рогоз предпочитает песчаный или слегка заиленный грунт, глубину воды 30—50 см, легко переносит частые и резкие колебания уровня воды, но не выносит длительного пересыхания грунта.

Рогозовые часто являются пионерами зарастания водоемов, особенно мелководий и водохранилищ, в связи с тем что они дают большое количество плодов и энергично размножаются вегетативно с помощью своих корневищ. Так, отдельные куртины рогоза узколистного на Куйбышевском водохранилище были отмечены в первый год его существования, а на второй и третий годы рогоз узколистный и рогоз широколистный составляли уже около 60—70% площади мелководий водохранилищ. В некоторых местах заросли рогоза занимают большие площади, как, например, рогоз узколистный в дельтах рек Волги, Кубани, Дона, Амударьи и Сырдарьи.

Часто рогозы, особенно громадные заросли рогоза южного и *рогоза капского* (T. capensis) на берегах Нила и других африканских рек, мешают судоходству, забивают запруды, каналы, ирригационные сооружения, мелкие реки. Сплетения корней и корневищ служат убежищем для личинок москитов, тем самым защищая их от рыб, питающихся ими. Поэтому в Африке и на Мадагаскаре рогоз занесен в список вредных водных растений. В Португалии и США некоторые виды рогоза и ежеголовника считаются злостными сорняками рисовых полей. Для борьбы с ними применяют химические методы и механический способ, при котором с полей спускают воду и землю перепахивают плугом. Поврежденные корни и корневища остаются на поверхности, где через 3—4 суток погибают.

Цветут рогозовые в июне — июле, а некоторые ежеголовники — в августе и даже в начале сентября. Рогозовые — растения анемофильные. Перекрестное опыление обеспечивается более ранним созреванием рылец по сравнению с тычинками (протогиния). В то время, когда рыльца уже совершенно готовы к приему пыльцы, пыльники на том же растении еще плотно замкнуты. Поэтому длинные и липкие рыльца рогозовых могут опыляться только пыльцой



Рис. 258. Ежеголовник (Sparganium).

Ежеголовник прямой (S. erectum): *1* — общий вид. Ежеголовник всплывающий (S. emersum): *2* — общий вид; *3* — женский цветок; *4* — мужской цветок; *5* — семязачаток.

других растений. У ежеголовника иногда имеет место самоопыление.

Плоды созревают осенью. Зрелые женские соцветия рогоза (их иногда называют «шишками») как бы лопаются или разрываются, из них бугорками начинают энергично выступать снабженные летучками плоды. Они подхватываются ветром и разносятся на большие расстояния (анемохория). Во время полета волоски плода отклоняются вниз к основанию ножки, а сам плодик переворачивается на 180° и оказывается (вместе с рыльцем) внизу под «раскрытым парашютом» из волосков (рис. 257). В таком виде плоды легко удерживаются в потоках воздуха. Попав на поверхность воды, плоды рогоза первые 1—4 суток держатся на воде благодаря своим волоскам и за это время течением переносятся на некоторое расстояние (частичная гидрохория). По сообщению Г. Ридли (1930), плоды рогоза узколистного держатся на воде до четырех недель и за это время далеко уносятся от материнского растения. Затем они падают на дно, где раскрываются и высыпают семена. У ежеголовника опавшие зрелые плоды долго держатся на воде благодаря хорошо развитой губчатой ткани экзокарпия. По наблюдениям того же Ридли, плоды ежеголовника прямого могут плавать на воде 12 месяцев, а ежеголовников малого и всплывающего — от 6 до 15 месяцев, переносясь течением (гидрохория). Они также легко переносятся по поверхности воды ветром на большие расстояния (частичная анемохория). Иногда плоды ежеголовника разносятся проглотившими их дикими утками (орнитохория). Прорастают семена ежеголовника также на дне водоемов. Проросток выходит через узкое отверстие (пору) на верхнем конце семени. От момента прорастания до появления первого листа проходит 1—1,5 месяца. На третий год жизни растение становится зрелым и образует репродуктивные побеги. Виды ежеголовника, как и виды рогоза, часто гибридизируют друг с другом.

Человек использует рогозовые, чаще рогоз. Богатые крахмалом корневища рогоза прежде в России, а в некоторых районах в Восточной Азии и теперь идут в пищу в вареном и печеном виде, и из них получают муку. Рогозовая мука близка к картофельной, так как лишена клейковины и состоит почти из одного крахмала. В чистом виде она идет на кисели, для приготовления кваса, для изготовления пудры. В смеси с ржаной или пшеничной мукой из рогозовой муки пекут хлеб, пряники, бисквиты. Нарезанные на части и высушенные корневища заготавливают впрок. В отваренном виде молодые побеги рогоза заменяют спаржу, которую напоминают по вкусу. Отвар из корней рогоза используют в народной медицине против цинги, а корневища ежеголовника — от укуса ядовитых змей. Молодые стебли и корневища ежеголовника и рогоза служат кормом для ценных охотничье-промысловых животных — ондатры, нутрии, бобра, выхухоли, бурого медведя, кабана. Ежеголовником питаются также пятнистые олени и дикие утки. Молодые побеги охотно поедают карпы. Стебли рогоза применяют как строительный материал, для настила крыш, на плетни. Листья и стебли после предварительного вымачивания местные жители употребляют для плетения корзин, циновок, ковриков, матов и т. д. Веревками из рогоза подвязывают виноградные лозы. Многочисленные волоски околоцветника («пух») женской части соцветия рогоза используют как упаковочный и набивочный (на подушки, плавательные пояса) материал, а в смеси с шерстью животных — для изготовления фетра. Женские части соцветия («шишки») часто служат для украшения интерьеров.

ПОРЯДОК АРОННИКОВЫЕ (ARALES)

СЕМЕЙСТВО АРОННИКОВЫЕ, ИЛИ АРОИДНЫЕ (ARACEAE)

Аронниковые — одно из крупных семейств однодольных, включающее около 110 родов и более 1800 видов, распространенных главным образом в тропических и субтропических областях обоих полушарий. Много аронниковых и в умеренных областях, а некоторые из них заходят даже в субарктические районы, однако видовое и родовое разнообразие их вне тропиков невелико (менее 10% видов).

Представители семейства — наземные, болотные, редко водные травы с клубнями или более или менее удлиненными корневищами. В тропических странах аронниковые часто достигают гигантских размеров. Стебли тропических аронниковых нередко древовидные, но вторичный рост у них отсутствует. Немало среди них также лиан и эпифитов. Ветвление стеблей аронниковых обычно симподиальное, редко моноподиальное. У большинства прямостоячих форм, даже у гигантских трав, нет надземных вегетативных стеблей, которые заменены клубнями и корневищами. Однако у лазающих растений настолько длинные надземные стебли, что они уже не могут поддерживать себя в вертикальном положении. Обычно они опираются на деревья и удерживаются на них с помощью воздушных придаточных

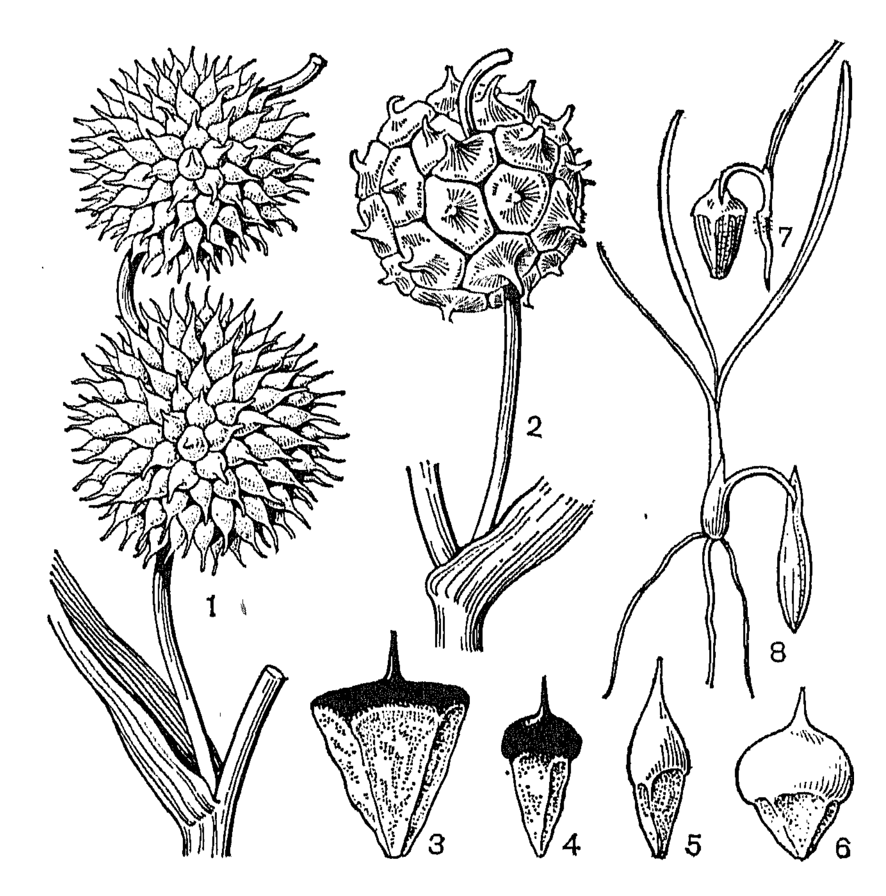


Рис. 259. Ежеголовник (Sparganium).

Ежеголовник незамеченный (S. neglectum): *1* — соцветие. Ежеголовник прямой (S. erectum): *2* — соцветие; *3* — плод. Ежеголовник мелкоплодный (S. microcarpum): *4* — плод. Ежеголовник незамеченный: *5* — плод; *7* — проросток. Ежеголовник яйцеплодный (S. oocarpum): *6* — плод. Ежеголовник прямой: *8* — проросток.

корней-прицепок. Эти корни не проявляют геотропизма, отрицательно гелиотропичны и очень чувствительны к контактному раздражению. Они отходят от повернутой к дереву-опоре стороны стебля, растут горизонтально, достигая иногда значительной длины, и «прилипают» к коре дерева-опоры с помощью особых волосков. Не менее обычны у аронниковых и питающие воздушные корни. Они более мощные и, в противоположность предыдущим, возникают на свободной, не прижатой к опоре стороне стебля. Эти корни растут вертикально вниз и свободно висят или как бы ползут вниз по коре дерева-опоры. Наконец, они достигают почвы, проникают в нее и интенсивно ветвятся, увеличивая активную всасывающую поверхность, и тем самым помогают обеспечить растение влагой и минеральным питанием. Добывают влагу воздушные питающие корни и другим путем. Их поверхность покрыта своеобразной, обычно многослойной покровной тканью — веламеном — и через ее мертвые клетки капиллярным путем, подобно губке, всасывается конденсирующаяся атмосферная влага. В корнях аронниковых обычны сосуды с лестничной перфорацией, но в стеблях они встречаются крайне редко, и водопроводящие элементы представлены главным образом трахеидами. Листья аронниковых очередные, в большинстве случаев расчлененные на черешок и пластинку, приземные или стеблевые, разных размеров и строения. Поражает чрезвычайное разнообразие листовой пластинки, но преобладают простые цельные широкие пластинки с сетчатым жилкованием. Однако есть все переходы к гигантским листьям со сложно рассеченными пластинками и мощными черешками. У примитивных членов семейства листья типичные для однодольных: узкие, длинные, с параллельным жилкованием, влагалищные и без черешков. Форма и рассеченность пластинки листа нередко поразительно меняются в процессе жизни растения. У многих аронниковых рассеченные крупные листья взрослых растений существенно отличаются от мелких цельных листьев их ювенильных побегов, как это хорошо видно у *монстеры тонкой* (Monstera tenuis, рис. 266). Почти полностью редуцирована пластинка листа и у висящих побегов столонов (рис. 267). Строение и форма пластинки могут существенно меняться в течение собственной жизни листа, и это особенно четко прослеживается при формировании своеобразнейших продырявленных листьев, характерных для многих аронниковых. У *монстеры деликатесной* (M. deliciosa), например, зачаток пластинки листа сначала цельный, и лишь с определенной стадии развития наблюдается сначала посветление отдельных участков, затем отмирание мезофилла, а потом и эпидермы, в результате образуются щели между некоторыми боковыми жилками. В дальнейшем эти щели увеличиваются, появляются новые, и, наконец, вдоль боковых жилок образуются крупные полости, доходящие до края пластинки листа. Затем разрывается край, и лист становится не только продырявленным, но и рассеченным. Иначе возникает рассеченность листа у *филодендрона радиального* (Philodendron radiatum). Как показал японский ботаник М. Хотта (1971), краевые участки зубчатого молодого листа его растут с неодинаковой скоростью: область боковой жилки развивается быстрее, чем пространство между жилками. В результате неравномерного роста сегменты с боковыми жилками оказываются глубоко разделенными и возникает пальчато-лопастный лист.

Разнообразно у аронниковых и строение черешков. В морфологическом ряду изменений от бесчерешковых листьев с влагалищами к черешковым без влагалища есть много промежуточных форм, у которых черешок выполняет также функцию влагалища и соответственно имеет двойственную структуру: с внешней стороны он выглядит типичным черешком, а с внутренней — типичным влагалищем. Характерны у аронниковых и другие видоизменения



Рис. 260. Аронниковые тропических лесов Нового Света:

1 — монстера деликатесная (Monstera deliciosa); *2* — филодендрон толстый (Philodendron crassum); *3* — филодендрон имбе (P. imbe); *4* — ксантосома Жакэна (Xanthosoma jacquinii); *5* — сингониум ножколистный (Syngonium podophyllum).

черешков. У эпифита *филодендрона толстого* (P. crassum) черешок служит хранилищем влаги, он сильно разрастается в толщину, становится водянистым, желтоватым и напоминает суккулентный стебель (рис. 260). У многих видов *потоса* (Pothos) черешки, напротив, совершенно плоские и имеют вид листовой пластинки (рис. 263). На очень тесную связь между формой черешка и его приспособлением к изменению ориентации пластинки листа по отношению к свету обратил внимание М. Хотта. Круглые черешки ряда филодендронов реагируют на свет перекручиванием, крылатые черешки некоторых монстер и потосов — сгибанием. При этом черешок сгибается обычно в верхней части в области небольшого утолщения, после которого ось черешка несколько смещается и образуется как бы коленный изгиб (рис. 263, 266).

У аронниковых обильны и разнообразны элементы выделительных тканей. Это отдельные выделительные клетки — идиобласты — с одиночными кристаллами оксалата кальция, друзами, рафидами, секреторные клетки, межклеточные трихосклереиды, а также схизогенные вместилища, смоляные каналы и особенно часто встречающиеся членистые млечники. Помимо выделительной функции многие из этих образований играют роль защиты растения от поедания животными.

У аронниковых лишь один тип соцветия — початок, на котором обычно очень плотно, сериями спиралей размещены лишенные прицветников мелкие невзрачные цветки, которые не всегда можно четко разграничить. Цветки обоеполые или однополые; обоеполые цветки в большинстве случаев с 4—6-членным околоцветником, реже голые; однополые цветки обычно голые и лишь как исключение с околоцветником. Тычинок 4—6, но их число может быть редуцировано до 1 или возрасти до 8. Тычинки свободны или срастаются в специфические образования — синандрии. У специализированных групп нити тычинок редуцированы и непомерно разросшийся связник превращает тычинки в подобие геометрических фигур: призм, квадратов, усеченных пирамид. Пыльники яйцевидные или линейно-продолговатые, раскрывающиеся порами, продольными или поперечными щелями. Пыльцевые зерна с оболочкой разнообразных типов. Гинецей ценокарпный из 2—3 (до 9) плодолистиков, иногда псевдомономерный; завязь верхняя, лишь иногда погруженная в мясистую ось соцветия, 1—3-гнездная, с одним или многими семязачатками в каждом гнезде. Зародыш с обильным эндоспермом или иногда без него. Плод почти у всех аронниковых — одно- — многосемянная ягода, обычно ярко окрашенная.

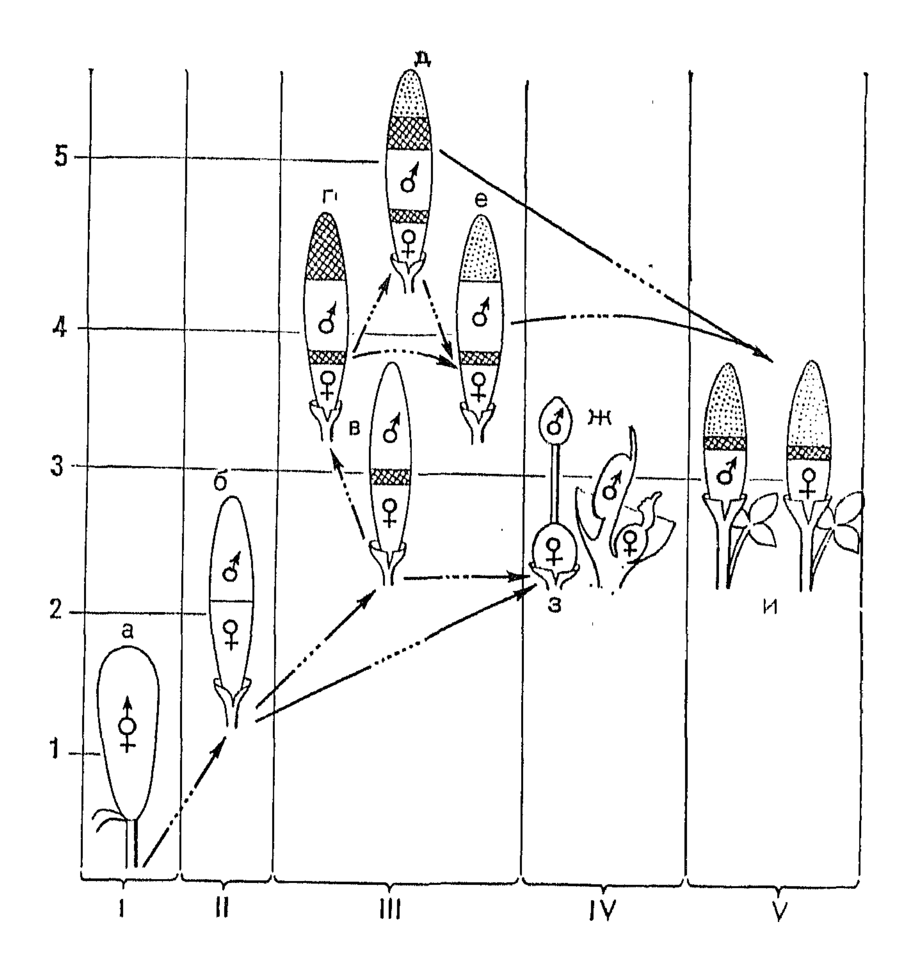


Рис. 261. Схема предполагаемой эволюции соцветий у аронниковых.

I—V — специализация соцветий в направлении разобщения пола (от обоеполых до двудомных цветков), *1—5* — усложнение структуры соцветия (увеличение числа зон на початке). Зоны цветков: ♀ — женских; ♂ — мужских; комбинированный значок — обоеполых. Заштрихована зона стерильных цветков (верхняя и нижняя), точками показан придаток соцветия, иногда превращающийся в осмофор (орган запаха). Аирные: *а* — аир обыкновенный (Acorus calamus). Лазиевые: *б* — анхоманес двухформный (Anchomanes diformis). Филодендровые: *в* — филодендрон Varшевича (Philodendron warszcewiczii). Колоказиевые: *г* — схизматоглоттис коротконожковый (Schismatoglottis brevipes); *е* — алоказия ладьевидная (Alocasia navicularis). Собственно аронниковые: *д* — аронник пятнистый (Arum maculatum); *ж* — амброзиния Басса (Ambrosinia bassii); *з* — стилохитон ланцетолистный (Stylochiton lancifolius); *и* — аризема амурская (Arisaema amurense): разнополые цветки расположены на разных растениях (двудомность).

У аронниковых цветение проходит в 2 фазы. Сначала функционируют рыльца (женская фаза цветения), и только после потери ими способности воспринимать пыльцу раскрываются пыльники (мужская фаза цветения). Протогиния встречается у растений с обоеполыми и с однополыми однодомными цветками. Последовательность женской и мужской фаз цветения препятствует самоопылению, однако у аронниковых это достигается далеко не всегда. В женскую фазу вступают сначала нижние цветки, и их зацветание идет обычно по початку строго снизу вверх. Развитие же и раскрывание пыльников, как правило, не имеет такой последовательности. Нередко у верхних цветков или даже у цветков в средней части початка фазы цветения совпадают и становится возможным самоопыление. Это относится и к гейтоногамии, которая довольно обычна у аронниковых. Таким образом, протогиния не так уж надежно защищает цветки аронниковых от самоопыления, и для предотвращения его потребовалось развитие других механизмов. Одним из них становится структура самого соцветия. Эволюция соцветий в семействе идет по пути все более резкого отграничения женских частей цветка и соцветия от мужских. И если у примитивных аронниковых цветки обоеполые, то в конце эволюционного ряда у наиболее специализированных групп цветки однополые, причем женские и мужские размещены в разных частях соцветия или даже на разных растениях (двудомные цветки у ряда *аризем* — Arisaema). Самоопыление в этом случае совершенно исключено (рис. 261).

Соцветия аронниковых поражают разнообразием и за редкими исключениями выглядят как одиночные цветки. Такое впечатление создается главным образом благодаря видоизменению покрывала (кроющего листа) соцветия, нередко ярко окрашенного и принимающего форму околоцветника. Иногда она так причудлива, что соцветие можно принять за экзотический цветок орхидных или лист-кувшинчик насекомоядных непентесов. Отдельным цветком выглядит и огромное соцветие *аморфофаллуса гигантского* (Amorphophallus titanum), достигающее в высоту 2—3 м и развивающее до 5000 цветков, и 3—9-цветковое соцветие *пистии телорезовидной*, или *водного латука* (Pistia stratiotes),— крошечное, умещающееся в сантиметре. Но отличия не только в размерах, соцветия различаются и по многим существенным признакам, показывающим разную степень их эволюционной продвинутости. Наиболее примитивные соцветия, несущие на початке только обоеполые цветки, свойственны самым примитивным аронниковым (рис. 261, 262). В более специализированных подсемействах развиваются только однополые цветки. На початке образуются две зоны цветков: нижняя — из женских цветков, верхняя — из мужских (рис. 261). Затем в области их контакта возникает зона стерильных цветков, а иногда образуется даже вторая зона стерильных цветков на верхушке початка. В некоторых случаях стерильные цветки редуцируются, и тогда женскую часть соцветия от мужской отделяет лишь голый участок стерильной оси соцветия (рис. 261). У некоторых аронниковых верхние стерильные цветки образуют придаток початка, нередко превращающийся в так называемый осмофор — носитель запаха, привлекающего опылителей. У отдельных видов этот придаток приобретает причудливую форму шляпки гриба или становится нитевидным (рис. 277). Видоизмененные стерильные цветки также играют определенную роль в опылении насекомыми, особенно у специализированных арон-

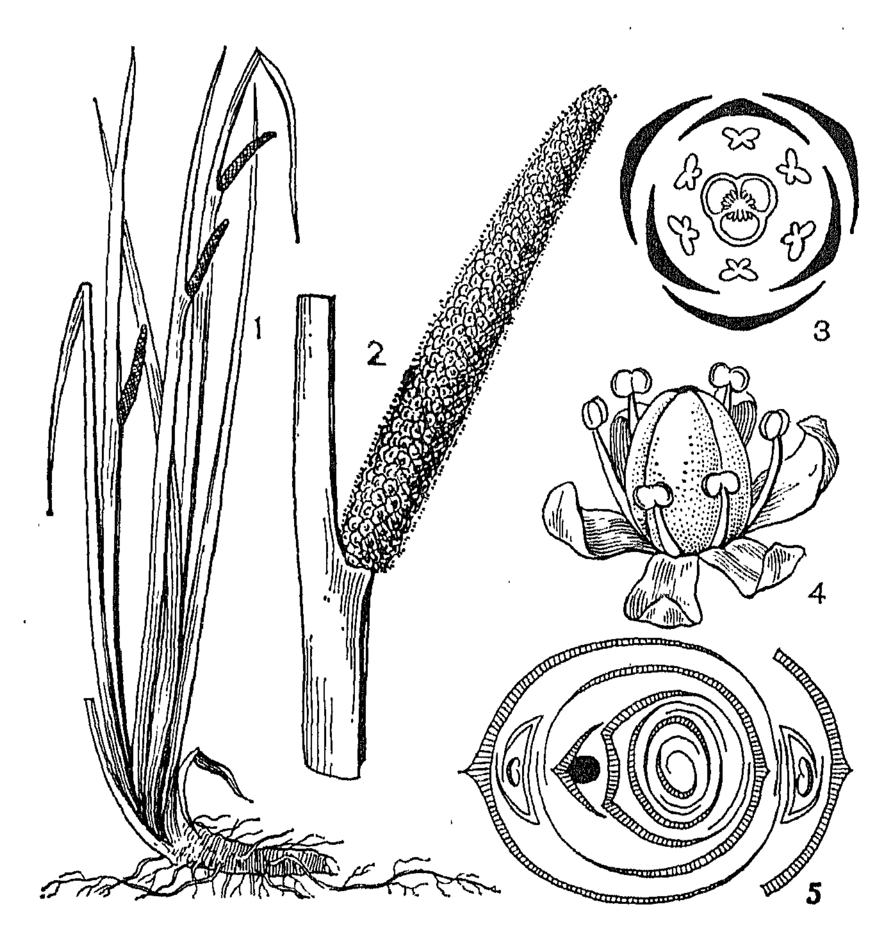


Рис. 262. Аир обыкновенный (Acorus calamus):

1 — общий вид; *2* — соцветие-початок; *3* — диаграмма цветка; *4* — цветок; *5* — диаграмма растения.

никовых. В пределах семейства параллельно усложнению строения соцветия упрощалось строение цветков, и в специализированных подсемействах женский цветок состоит обычно только из одного гинецея, а мужской часто сведен к 1 тычинке или 1 синандрию. Нередко мужские цветки на одном соцветии состоят из разного числа тычинок (как, например, у аморфофаллусов), и тогда определить границу отдельного цветка очень трудно.

В связи со специализацией соцветия интересны и изменения покрывала соцветия. У аирных оно не отличается от обычного листа и быстро опадает. Но у большинства специализированных групп покрывало полностью или частично прикрывает соцветие, выполняя, помимо защитной, и другие функции. Свойственная многим видам яркая окраска покрывала привлекает насекомых-опылителей, особое строение покрывала соцветий-ловушек способствует «ловле» насекомых-опылителей и удержанию их в соцветии в зоне расположения женских цветков. Двухкамерное покрывало у видов *криптокорин* (Cryptocoryne) препятствует самоопылению и предохраняет соцветие от намокания (рис. 279).

Опыляются цветки аронниковых преимущественно насекомыми (мухами, пчелами, жуками, тлями). Некоторое значение в опылении, хотя и оспариваемое отдельными исследователями, имеют улитки, в ряде случаев не исключено и ветроопыление. Для аронниковых характерен особый род энтомофилии — сапромиофилия — опыление навозными и падальными мухами. В этом случае растение оказывается активным членом, оно как бы заставляет насекомых против их воли опылять цветки. Для этого у растения формируется ряд специальных структур, предназначенных для обмана насекомого. Имитируя запах и цвет субстрата, в который откладывают яйца эти насекомые, растение буквально зазывает опылителей в соцветие-ловушку и держит их пленниками до тех пор, пока они не опылят цветки и не получат пыльцу для опыления цветков других соцветий. У сапромиофильных аронниковых цветение сопровождается совершенно необычным для высших растений явлением, описанным еще Ламарком более 200 лет назад, но и до сих пор не переставшим интересовать ученых. Это резкое повышение температуры соцветия или отдельных его частей на 10, 16 и даже 30 °С по сравнению с температурой окружающей среды. Но особенно замечательна тесная связь между быстрым повышением температуры и столь же быстрым появлением от початка крайне неприятного запаха. Оба эти явления непродолжительны и обычно исчезают через несколько часов. Последующие исследования установили, что появление запаха сочетается с огромной метаболической активностью в соцветии и связано с чрезмерной активностью дыхания, что само по себе может привести к повышению температуры. Под воздействием тепла начинают испаряться летучие вещества, несущие запах, и распространяющееся зловоние привлекает мух-опылителей. Хроматографическое исследование веществ, составляющих запах початка аронниковых, обнаружило еще одно интересное звено в цепи рассматриваемых явлений — необычайно быстрое, взрывное увеличение количества свободных аминокислот в тканях соцветия во время раскрывания пыльников. В початке *сауроматума капельного* (Sauromatum guttatum), как показал голландский исследователь А. ван Херк (1937), концентрация свободных аминокислот в период цветения буквально за один день повысилась в 20 раз. Пока даны лишь самые общие объяснения всем этим явлениям, и в настоящее время их исследование перешло на субмикроскопический уровень, в область изучения деятельности митохондрий.

Неприятный запах, исходящий от соцветий аронниковых, иногда бывает связан с другим типом опыления — сапрокантарофилией, как, например, у аморфофаллуса гигантского. Отвратительный запах соцветия привлекает навозных и падальных жуков — его постоянных опылителей. Многие аронниковые из разных групп родства в качестве опылителей исполь-

зуют пчел, ос, тлей и привлекают их приятным цветочным запахом и сладковатой жидкостью, похожей на нектар. Аронниковые не имеют морфологически выраженных нектарников, и сладковатая жидкость, выполняющая функцию нектара, выделяется у них разными органами цветка. По данным чешского исследователя Е. Дауманна (1931), эта жидкость у видов *аронника* (Arum) может скапливаться на волосках рылец, у *аглаонемы* (Aglaonema) — на тычинках, у антуриумов — на внешней поверхности околоцветника, куда попадает через устьица, у представителей подсемейства монстеровых — в стаминодиях женских цветков и на рудиментах гинецеев в мужских цветках, у ряда видов ариземы — на покрывале женских соцветий.

В пределах аронниковых выделяют обычно 9 подсемейств. Начиная от наиболее примитивного, они образуют следующий ряд нарастания специализации: *аирные* (Acoroideae), *потосовые* (Pothoideae), *монстеровые* (Monsteroideae), *калловые* (Calloideae), *лазиевые* (Lasioideae), *филодендровые* (Philodendroideae), *колоказиевые* (Colocasioideae), собственно *аронниковые* (Aroideae) и *пистиевые* (Pistioideae). В таком порядке мы их и рассмотрим.

Подсемейство аирных объединяет растения с узкими длинными листьями без черешков, с влагалищами и параллельным или почти параллельным жилкованием. Цилиндрические соцветия-початки несут одинаковые обоеполые 3(4)-членные цветки с околоцветником; тычинки свободные, гинецей из 3 плодолистиков, завязь 1—3-гнездная с ортотропным висячим семязачатком в каждом гнезде. Семена с эндоспермом. Кроющий лист соцветия узкий, невзрачный, не прикрывает початок. В этой небольшой группе из 2 родов и 3 видов совершенно необычные географические связи. Род *гимностахис* (Gymnostachys) с единственным видом *гимностахис обоюдоострый* (G. anceps) обитает в тропических лесах Восточной Австралии; род *аир* (Acorus) широко распространен во внетропических областях северного полушария. *Аир обыкновенный* (A. calamus) — хорошо знакомое нам небольшое травянистое растение заболоченных мест, обитающее вдоль рек, по берегам стариц, окраинам болот. От его горизонтально простирающихся корневищ отходят снизу корни, сверху листья, по форме сходные с листьями ириса, и цветоносные побеги (рис. 262). Все части этого растения издают едва уловимый приятный аромат. Цветет аир ранней весной, развивая на початке множество желтоватых цветков, однако цветение далеко не всегда оканчивается образованием плодов — зеленоватых суховатых ягод, распространяемых животными. Аир расселяется главным образом с помощью вегетативного размножения— корневищами. В распространении его на большие расстояния определенное значение приобретает вода. Оторванные куски корневищ долго могут плыть по течению реки, пока не прибьются к берегу и не укоренятся. Аир издавна широко культивируют даже в тропических странах, и уже более 4000 лет им торгуют на Ближнем Востоке. В XIII в. аир был ввезен в Польшу как лекарство, в XVI в. его стали разводить в Западной Европе. Внимание к этому растению объясняется высоким содержанием почти во всех его частях ароматичного эфирного масла, используемого в разнообразнейших целях. Благодаря этой особенности аир был распространен человеком по всему северному полушарию, где он успешно произрастает от европейской субарктики и атлантической Северной Америки до тропических островов Юго-Восточной Азии. Предполагаемой родиной этого растения считают Восточную Азию. В наши дни аир обыкновенный тоже используют как источник получения эфирного масла сложного химического состава, называемого аирным или ирным. Масло извлекают преимущественно из мясистых корневищ, содержащих его до 4,5%, и используют в парфюмерии, медицине, при изготовлении ликеров, вин и пива. В народной медицине порошком из высушенных корневищ лечат всевозможные заболевания. Молодые побеги используют вместо салата. Аир обыкновенный разводят и как декоративное водное растение. В этих целях используют также *аир злаковый* (A. gramineus) — небольшое узколистное растение, по внешнему облику очень похожее на злак.

К примитивным аронниковым относят и большое пантропическое подсемейство потосовых. Как и аирные, его представители не имеют млечников и развивают преимущественно обоеполые цветки. В подсемействе около 15 родов, в том числе и самый крупный в семействе неотропический род *антуриум* (Anthurium), насчитывающий около 500 видов. Жизнь потосовых тесно связана с тропическими лесами.

Антуриум представлен преимущественно травянистыми растениями со сравнительно толстыми, нередко укороченными стеблями и междоузлиями, реже стебли удлиненные, иногда ползающие или лазающие и очень редко древовидные. Листья разнообразной формы и рассечения (от цельных до сложно рассеченных), черешки всегда с геникулумом. Покрывало соцветия чаще зеленое, но нередко и ярко окрашенное, подобно околоцветнику, в красный, фиолетовый, розовый цвета. Цветки антуриумов сериями спиралей тесно расположены на цилиндрическом початке (рис. 263) и похожи на ромбы и квадраты. Цветки всегда



Рис. 263. Аронниковые: подсемейство потосовых.

Антуриум толстожилковый (*Anthurium crassinervium*): *1* — общий вид; *2* — нижняя часть соцветия; *3* — продольный разрез цветка; *4* — тычинка; *5* — гинецей. Потос лазающий (*Pothos scandens*): *6* — лазающий побег. Потос Зееманна (*P. seemannii*): *7* — соцветие; *8* — цветок; *9* — тычинка; *10* — гинецей. Потос Лоурейры (*P. loureirii*): *11* — лист с плоским черешком.

обоеполые, обычно с 4-членным околоцветником и 4 тычинками; гинецей синкарпный; рыльце чаще дисковидное; завязь 2-гнездная, с 1—2 семязачатками в каждом гнезде. Плоды — сочные мясистые ягоды; семена плосковыпуклые, с мясистым эндоспермом.

Цветение антуриумов своеобразно. Во время женской фазы в цветках видны только рыльца, тычинки же полностью скрыты в углублениях частей околоцветника (рис. 264) и цветок выглядит женским. На рыльцах в это время появляются капли сладковатой вязкой жидкости, привлекающие опылителей. После того как жидкость подсохнет и рыльце потеряет способность воспринимать пыльцу, из-под сегментов околоцветника появляются тычинки (рис. 264). Достигая полного развития, они у некоторых видов сильно вытягиваются и закрывают рыльце. Иногда же тычинки после опыления быстро втягиваются к основанию околоцветника, становятся незаметными, и цветок снова выглядит женским. У большинства антуриумов, как и у многих других аронниковых, цветки развиваются на початке от основания соцветия к его верхушке, но у некоторых первыми появляются цветки в центре початка, еще реже последовательность их появления установить не удается. Продолжительность цветения антуриумов, по наблюдениям американского исследователя Т. В. Кроата (1980), сильно колеблется у разных видов и может длиться от нескольких часов до нескольких недель. Сильно варьирует у разных видов и запах цветков, от едва ощутимого до очень сильного, приятного или зловонного, в зависимости от «запросов опылителя». Мух привлекают отвратительный запах и темная окраска початка, покрывала и листьев. Пчелы предпочитают сладкий, парфюмерный запах и светлые тона окраски. Т. В. Кроат считает, что иногда пчелы, по аналогии с их поведением на орхидных, «собирают запах», а не пыльцу или нектар и используют запах растения для сексуального привлечения. «Надушившись», самцы с большим успехом привлекают самок. У цветков разных видов антуриумов запахи различаются по составу химических веществ и появляются в разное время суток. Цветки одних видов пахнут только утром, других — среди дня. Появление же неприятного запаха непосредственно не зависит от суточной периодичности и обычно связано с развитием тычинок. Среди опылителей цветков антуриумов — насекомые из разных и довольно далеких таксономических групп — пчелы, мухи, жуки и осы. Плод антуриумов — сочная, иногда ярко окрашенная ягода, разносимая обычно животными, преимущественно птицами. По мере созревания ягода как бы выдавливается из околоцветника и по-

висает на 2 нитевидных полосках, закрепленных на частях околоцветника. В этом более открытом положении на початке часть ягод какое-то время удерживается и становится более доступной для птиц.

Антуриумы произрастают почти по всей тропической и субтропической Америке. Они широко распространены в Андах Южной и Кордильерах Центральной Америки почти от уровня океана до 3400 м над уровнем моря. Но даже у верхней границы леса (на высоте более 3000 м) антуриумы достигают довольно больших размеров. Многие высокогорные виды являются эпифитами. В нижнем поясе на высотах 100—300 м распространена своеобразная группа антуриумов, обитающих в саваннах. Надземный стебель у них редуцирован; грубая толстая пластинка листа сравнительно узкая, сильно вытянутая, черешок очень короткий; в основании растений формируются воздушные корневые гнезда с вверх направленными корневыми окончаниями, покрытыми веламеном. Это *антуриум толстожилковый* (A. crassinervium, рис. 263), *антуриум эллиптический* (A. ellipticum), *антуриум морщинистый* (A. rugosum) и др. Антуриумы широко используются как декоративные растения, и сейчас уже выведено много сортов. Всегда привлекают внимание *антуриум Андрэ́* (A. andreanum) и *антуриум Шерцера* (A. scherzerianum) с ярко-красными покрывалами, сочетающимися с желтыми, оранжевыми или красными початками, нередко причудливо изогнутыми (табл. 61 и 63).

В Старом Свете, преимущественно в муссонных областях, от Мадагаскара и Коморских островов, через тропическую Азию до архипелага Бисмарка и Восточной Австралии широко распространен типовой род подсемейства *потос* (Pothos), включающий примерно 75 видов. Виды потоса являются характерными растениями тропических лесов, многие из них — лазающие эпифиты со своеобразными плоскими черешками, очень похожими на листовые пластинки (рис. 263).

Своеобразный монотипный род *замиокулькас* (Zamioculcas) распространен в горных каменистых степях Восточной Африки, где его вид *замиокулькас замиелистный* (Z. zamiifolia) произрастает на открытых местах среди камней вместе с суккулентными молочаями и дорстениями; обитает он также и на прибрежных холмах Занзибара. Замиокулькас обладает очень интересным вегетативным размножением. Каждый листочек его непарноперисто рассеченного листа опадает отдельно от общего черешка и в дальнейшем ведет себя как типичный выводковый лист. В основании опавшего листочка образуется клубневидное вздутие, развиваю-

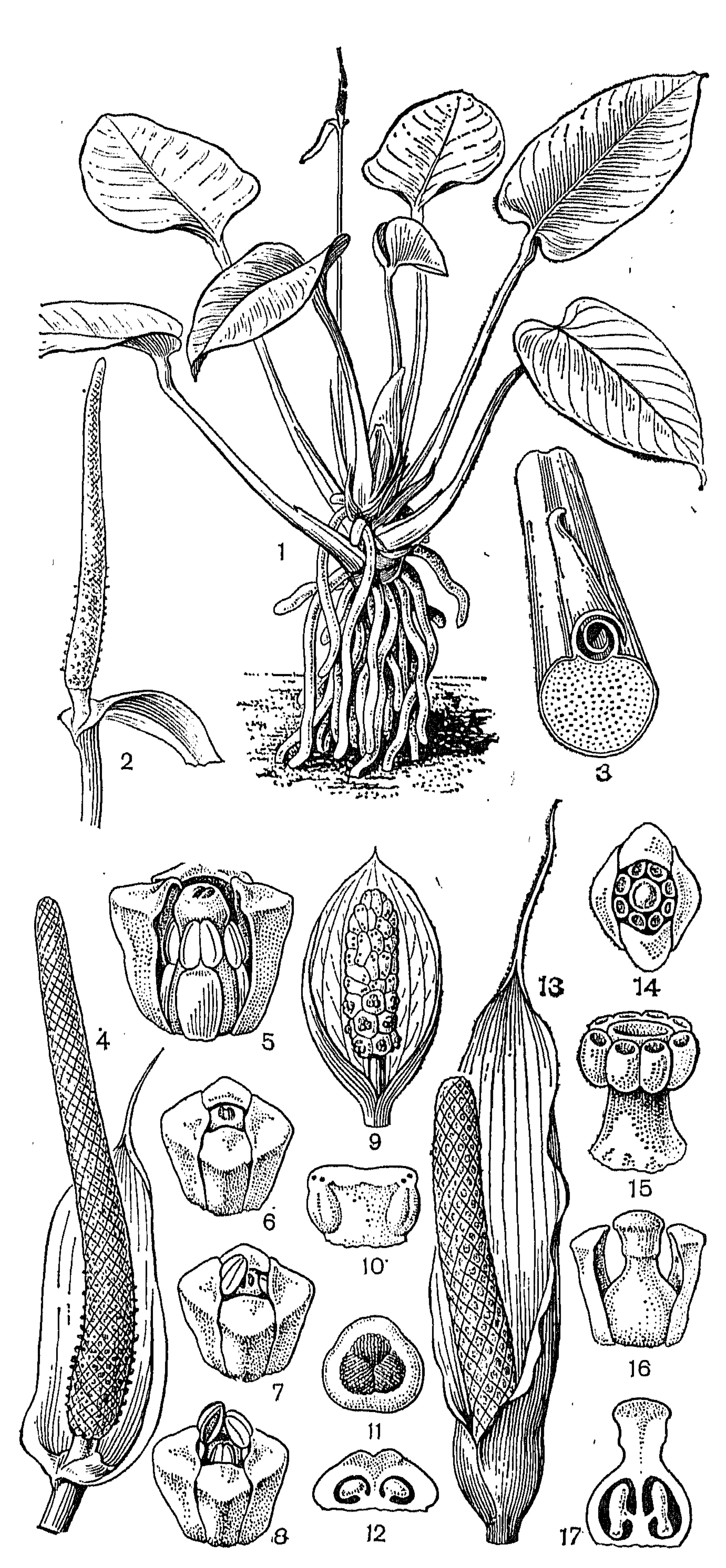


Рис. 264. Аронниковые: подсемейство потосовых.

А н т у р и у м (Anthurium sp.): *1* — общий вид, *2* — соцветие; *3* — поперечный разрез основания черешка со свернутым влагалищем. А н т у р и у м и з я щ н ы й (A. elegans): *4* — соцветие в женской стадии цветения, видны капли вязкой жидкости на рыльцах нижних цветков; цветки: *5* — вид сбоку, передняя часть околоцветника удалена; *6* — в женской стадии цветения; *7*, *8* — начало мужской стадии цветения. К у л ь к а з и я м е л к о п о л о с а т а я (Culcasia striolata): *9* — соцветие; *10* — тычинка; *11* — гинецей (вид сверху); *12* — продольный разрез гинецея. Г о н а т о п у с Б у а в э н а (Gonatopus boivinii): *13* — соцветие; *14* — мужской цветок (вид сверху); *15* — сросшиеся тычинки; *16* — женский цветок; *17* — продольный разрез гинецея.



Рис. 265. Замиокулькас замиелистный (Zamioculcas zamiifolia):

1 — общий вид (*а* — геникулум, *б* — соцветие); *2* — соцветие с отогнутым покрывалом, нижние цветки женские, верхние — мужские; *3* — мужской цветок (передний сегмент околоцветника удален); *4* — стерильный цветок; *5* — тычинка; *6* — продольный разрез женского цветка; *7* — укоренившийся выводковый лист.

щееся в настоящий клубень (рис. 265). Этот клубень укореняется и дает начало новому растению. Близкий к замиокулькасу род *гонатопус* (Gonatopus), включающий 2 вида, распространен в нижнем поясе горных лесов тропической Восточной Африки и по ряду признаков несколько отличается от типичных потосовых. Цветки у него однополые, в мужских цветках нити тычинок срастаются в трубку вокруг рудимента гинецея (рис. 264). Стебель подземный в виде сплюснутого клубня, развивающий множество корневищ. Единственный лист больше метра длины с пятнистым черешком и 3—4-перисторассеченной пластинкой.

Подсемейство *монстеровых* (Monsteroideae) — интереснейшая тропическая группа из 7—10 родов и более 160 видов, преимущественно корнелазающих растений, обитателей тропических дождевых лесов и лесов полосы туманов. Монстеровые придают своеобразный облик этим лесам, обвивая ветви и стволы деревьев и прикрывая их крупными, нередко продырявленными, причудливо изрезанными листьями. Особенно хорошо они представлены в экваториальной Америке и Азии и лишь единичными видами — в тропической Западной Африке и в Австралии. В муссонных областях Старого Света распространен крупный род монстеровых *рафидофора* (Raphidophora), включающий более 60 видов. В тропиках Нового Света из крупных родов, помимо монстеры, произрастает также *стеносперматион* (Stenospermation), включающий более 20 видов прямостоячих растений, обычно с коротким надземным стеблем и цельнокрайными листьями. Некоторые виды его развиваются как настоящие эпифиты. Соцветие монстеровых закрыто покрывалом и раскрывается только ко времени цветения, после которого обычно опадает. Цветки у них обоеполые, но уже без околоцветника и лишь у наиболее примитивных родов, близких к потосовым, початок не завернут в покрывало — цветки имеют 2 круга околоцветника, нередко сросшегося. К этим исключениям принадлежит новогвинейский род *голохламис* (Holochlamys) и *спатифиллум* (Spathiphyllum, около 36 видов), ареал которого имеет огромный древний разрыв — тропическая Америка и Малезия. Плоды у монстеровых обычно сочные ягоды, тесно расположенные на початке и распространяемые в основном птицами. В тканях монстеровых нет млечников, в паренхиме образуются характерные трихосклереиды, которые называют также межклеточными волосками. Они возникают как небольшие треугольные образования в межклетниках, затем разрастаются и превращаются в длинные тонкие игольчатые образования с отростком в центре, иногда как бы соединяются парами в виде буквы Н.

Монстеровые часто называют полуэпифитами или теневыми эпифитами, хотя их семена, за исключением ряда видов стеносперматиона, проирастают наземно, и в течение всей последующей жизни растение не теряет связи с почвой. Имеется интересная особенность в развитии вегетативных лазающих побегов: когда растение достигает вершины ствола дерева-опоры или не может ползти дальше вверх, оно опять развивает плетевидные (столонообразные) побеги. В поисках новой опоры эти побеги горизонтально отклоняются, повисают и, находясь в таком состоянии, растут вниз, образуя очень длинные междоузлия (у монстеры остроконечной — Monstera acuminata — длиной до 30 см) и сильно редуцированные пластинки листьев (рис. 267). Наконец, побеги достигают почвы, укореняются и стелются по ее поверхности, пока не встретят опору, по которой с помощью корней-прицепок ползут вверх и превращаются в обычную лазающую лиану с крупными перисторассеченными листьями (рис. 266). Прямостоячие монстеровые (роды стеносперматион, спатифиллум, *родоспата* — Rhodospatha), в отличие от рассмотренных, образуют только один тип побегов.



Рис. 266. Разнолистность у монстеры тонкой (Monstera tenuis):

1 — цельные листья ювенильного побега; *2* — перисторассеченные листья побега взрослого растения.

Жителям умеренного климата наиболее знакомы из этого подсемейства представители рода монстера, широко культивируемые у нас в оранжереях, зимних садах, жилых помещениях. Название рода «монстера» (от monstrosus — ненормальный, причудливый) дано ему за необычные продырявленные листья (рис. 260, 267); до 40 отверстий бывает на крупных метровых листьях некоторых монстер. Монстера включает около 25 видов декоративных лазающих лиан, особенно широко распространенных в Центральной и Южной Америке.

Цветение монстер обычно не связано с годичной ритмикой, и их соцветия можно увидеть в любое время года. У многих видов перед цветением зеленоватое покрывало закрыто и полностью скрывает початок, и лишь к моменту, когда рыльца становятся способными принимать пыльцу, оно приоткрывается и его внутренняя поверхность окрашивается в желтоватые, беловатые или розовые тона. Наступает женская фаза цветения. Привлеченные ярким цветом покрывала и запахом ананаса, исходящим от соцветия, насекомые (небольшие мухи, пчелы, муравьи), в том числе и несущие пыльцу из других соцветий, проникают к початку и в поисках нектара ползают по соцветию, опыляя его цветки. Некоторые насекомые задерживаются в нижней части початка, где поглощают капли сладковатой жидкости, выделяющейся на рыльцах расположенных там стерильных цветков. Они выползают из соцветия позже, обычно в период мужской фазы цветения. Ей предшествует удлинение нитей тычинок и появление пыльников, до этого скрытых в углублениях шестигранного гинецея. Пыльники у монстер раскрываются порами, и «выдавливающиеся» из них липкие, волокнистые ленты, несущие пыльцу, приклеиваются к телам насекомых. Эту пыльцу они переносят на рыльца цветков других соцветий. Во время раскрывания пыльников температура початка значительно повышается, у монстеры деликатесной обычно на 15° по сравнению с температурой окружающей среды. Через несколько дней после этого покрывало ее соцветия подвядает и опадает, початок же в длительном ходе развития плодов значительно увеличивается в размерах. Ягоды монстеры кисло-сладкие, пахнущие ананасом. Название «монстера деликатесная» дано этому виду за съедобные плоды. Однако не спешите их попробовать! Даже чуть недозревшие плоды вызывают сильное жжение во рту, из-за обилия игольчатых трихосклереидов и рафид, растворяющихся только при достижении плодом полной зрелости.

Монстера деликатесная — декоративное растение, у нас широко культивируется и привлекает внимание не только крупными продырявленными листьями, но и придаточными воздушными корнями, во множестве развивающимися преимущественно на горизонтальных участках стебля. Корни свободно свисают, иногда образуя подобие живого занавеса, их покровная ткань (веламен) всасывает конден-

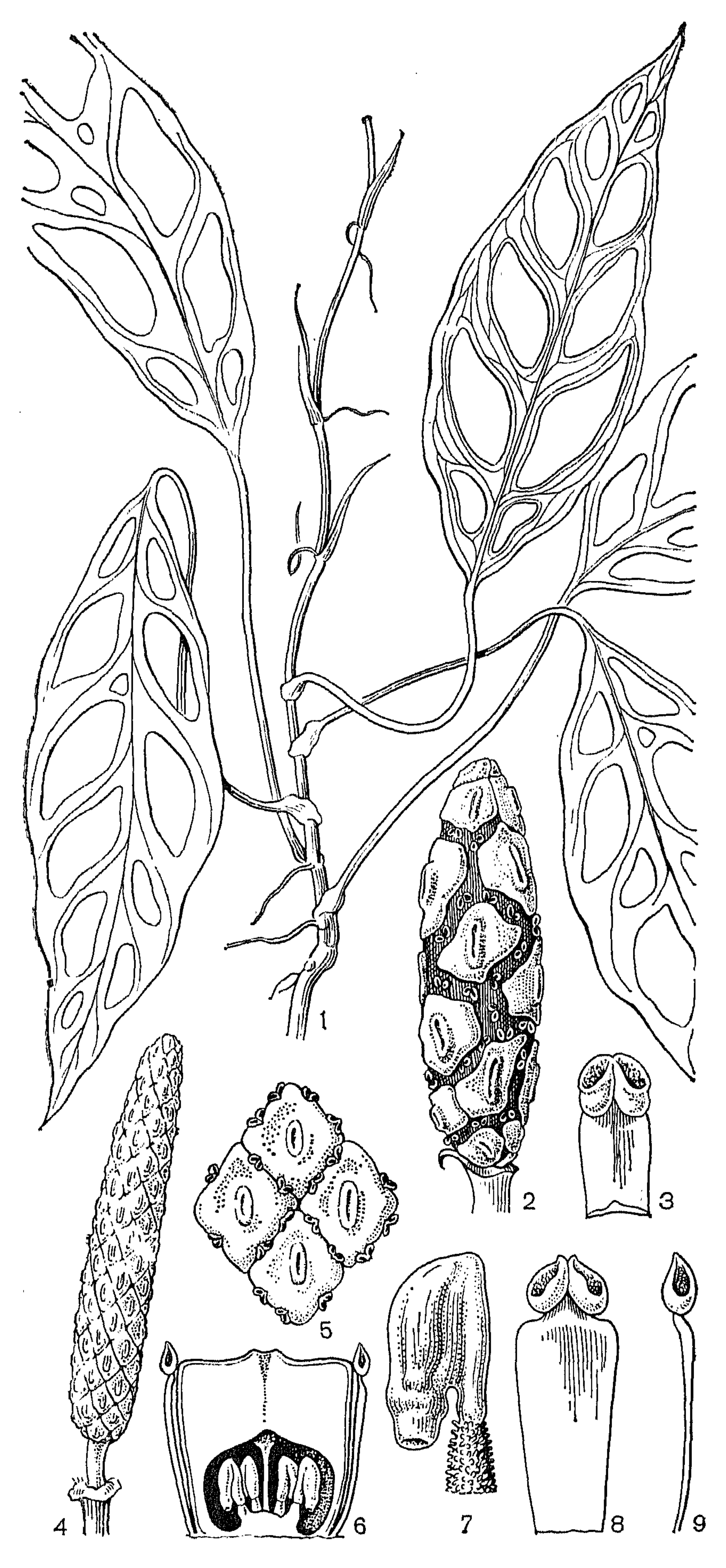


Рис. 267. Аронниковые: подсемейство монстеровые.

Монстера неравнобокая (Monstera obliqua): *1* — ветвь с листьями; *2* — початок; *3* — тычинка. Стеноспермацион Спруса (Stenospermation spruceanum): *4* — початок (женская стадия цветения); *5* — четыре цветка в мужской стадии цветения; *6* — продольный разрез цветка; *7* — семязачаток; тычинка: *8* — вид спереди; *9* — вид сбоку.

сирующуюся влагу. Эта монстера так широко распространена в культуре, что теперь уже трудно установить, где ее родина. Другие широко культивируемые виды монстер (*монстера Адансона* — M. adansonii, *монстера сомнительная* — M. dubia) имеют четко очерченные естественные ареалы, и в их пределах местное население использует эти растения как лекарственные.

Калловые, или *белокрыльниковые* (Calloideae),— самое северное и единственное подсемейство аронниковых, не имеющее своих представителей в тропиках. Это небольшая группа из 4 родов, включающая всего 5 видов, распространена в умеренной зоне северного полушария, вплоть до субарктических районов. Калловые — корневищные травы с простыми цельнокрайными листьями и обоеполыми с околоцветником цветками (голые только у *белокрыльника* — Calla). В отличие от уже рассмотренных групп калловые имеют членистые млечники. Наиболее широко распространен и хорошо известен монотипный род калла, или белокрыльник. Толстые водянистые стебли его единственного вида — *белокрыльника болотного* (C. palustris) — несут небольшие сердцевидные листья. От длинного корневища отходят мощные втягивающие корни, удерживающие растение в зыбком субстрате заболоченных почв. На неярком фоне болот и заболоченных лугов он весной привлекает внимание белизной покрывала соцветия, позднее — интенсивно красными плодами, собранными в густые короткие соплодия (рис. 268, табл. 63). Плоды распространяются преимущественно водоплавающими птицами. Семена белокрыльника очень мелкие, их оболочка имеет хорошо развитую воздухоносную ткань с заполненными воздухом межклетниками; благодаря этой особенности они легко разносятся водой и не теряют плавучести в течение многих месяцев.

Два близких вида рода *лизихитон* (Lysichiton) представлены мощными растениями с крупными (до 2 м) листьями и снежно-белым (*лизихитон камчатский* — L. camtschatcense) или кремовым (*лизихитон американский* — L. americanum) покрывалом. Оба вида растут на болотах, заболоченных лугах и интенсивно разрастаются на вырубках березовых лесов.

К этому же кругу родства относится *симплокарпус* (Symplocarpus) — монотипный род, распространенный в Восточной Азии и на востоке Северной Америки. Для наших северных широт симплокарпус не совсем обычное растение. Ранней весной его яркие соцветия первыми появляются на буром фоне прошлогодней травы. Малиново-красные или лиловые мясистые покрывала имеют конусовидную форму и напоминают шлемы (основание покрывала и цве-

тонос погружены в почву). Оттенки и интенсивность окраски покрывала варьируют в зависимости от степени содержания разных антоциановых пигментов. Внутри такого шлема-покрывала виден почти округлый желтоватый початок с обоеполыми цветками (табл. 62). Симплокарпус привлекает насекомых ярким цветом покрывала и чесночным запахом. Его посещают многочисленные мухи, главным образом горбатки из рода фора (Phora), пчелы, небольшие клопы, не исключена возможность опыления улитками и самоопыления. Цветет симплокарпус в безлистном состоянии и только после отцветания, одновременно с формированием плодов, начинают быстро развиваться его яркозеленые широкосердцевидные или ширококопьевидные листья. Растет симплокарпус на лугах, по берегам рек и ручьев, на заболоченных местах, нередко прямо в воде. На юге советского Приморья он известен также на заболоченных приморских лугах, где несколько угнетен густым травяным покровом. Значительно лучшего развития он достигает там в редкостойных ольшаниках из японской ольхи (Alnus japonica). В травяном покрове этих лесов господствуют гигантские розетки симплокарпуса, образованные листьями почти метровой длины. Округлое соцветие-початок к концу лета превращается в крупное шаровидное соплодие диаметром 10—20 см и массой до 300 г. На поверхности соплодия как бы вырезан четкий геометрически правильный узор, образованный затвердевшими частями околоцветника и рылец; семена глубоко погружены в разросшуюся мясистую ось початка. Под тяжестью разрастающейся оси соцветия и развивающихся плодов плодонос початка сгибается и размещенное в основании растения соплодие опускается прямо на почву. Плоды части соплодия, непосредственно контактирующие с влажной почвой, в большинстве случаев развиваются медленнее или вообще остаются недоразвитыми. В результате соплодие теряет шаровидную форму, становится асимметричным, неправильно продолговатой или даже сердцевидной формы.

В Северной Америке симплокарпус называют восточной скунсовой капустой, противопоставляя ему лизихитон, как западную скунсовую капусту. Изучавший эти растения американский ботаник Г. Турессон (1916) сообщает, что оба растения распространяют зловоние, которое можно сравнить лишь с тошнотворным запахом жидкости (секрета) скунса. Судя по литературным данным, распространенный у нас лизихитон камчатский вообще не имеет запаха, а неприятный запах, свойственный симплокарпусу, очень слаб и уж никак не вызывает «скунсовых ассоциаций». Перезрелые плоды сим-



Рис. 268. Аронниковые: подсемейство калловые.

Белокрыльник болотный (Calla palustris): *1* — общий вид; *2* — цветок. Лизихитон камчатский (Lysichiton camtschatcense): *3* — общий вид растения; *4* — соцветие; *5* — цветок. Симплокарпус вонючий (Symplocarpus foetidus): *6* — соцветие; *7* — цветок (вид сверху); *8* — продольный разрез цветка.

плокарпуса издают приятный аромат, очень похожий на запах соплодий джекфрута (Artocarpus heterophyllus) — ближайшего родича хлебного дерева. Отдаленно этот запах напоминает аромат ананаса. Мякоть соплодий симплокарпуса не только ароматична, но и имеет сладкий вкус. Все это не оставляет сомнений, что симплокарпус принадлежит к зоохорным растениям. В Северной Америке его семена были найдены в желудках диких уток. Симплокарпус нередко считают ядовитым растением, засоряющим пастбища. Скот его не ест, и лишь в Америке им безнаказанно питаются древесные крысы. Симплокарпус широко применялся в народной медицине как антисептик. Американские индейцы использовали корневые волоски его для лечения зубной боли, корни — для татуировки и как талисман, против возвращения болезней. Используют симплокарпус и как пищевое растение, но только вареным (после отваривания неприятный запах растения исчезает), из высушенных корней приготавливают муку для выпечки хлеба, отваренные молодые листья заменяют овощи.

Последний представитель подсемейства — *оронтиум водный* (Orontium aquaticum) — единственный вид наиболее обособленного и специализированного рода среди калловых.

Оронтиум — небольшое травянистое растение с глубоко сидящим вертикальным корневищем и продолговато-эллиптическими, обычно плавающими листьями. Обитает он в заводях, ручьях, трясинах и болотах, чаще всего развиваясь как типичное водное растение. Над водой возвышаются его золотистые булавовидные початки, благодаря им это растение называют в Америке «золотая дубинка». Развитие плодов сопровождается постепенным отклонением от растения-плодоноса, в результате чего формирующееся соплодие погружается в воду. Как только плоды созревают, они отрываются от початка и сразу же всплывают; плавучесть их поддерживает толстый околоплодник. Примерно через неделю (этого времени бывает достаточно, чтобы плоды оказались далеко от материнского растения) околоплодник наполняется водой и плод опускается на дно. Еще через такой же промежуток времени околоплодник разлагается и семя прорастает. Местное население использует оронтиум как пищевое растение: едят его обжаренные семена и отваренные корневища.

Ареал оронтиума сравнительно небольшой, но тоже дизъюнктивный. Он распространен в Северной Америке на побережье Атлантической низменности, а также в удаленных от моря районах Аппалачей, где заходит в горы до высот 800—840 м над уровнем моря.

В подсемействе *лазиевые* (Lasioideae) около 15 родов и более 150 видов тропических растений Старого и Нового Света. Это преимущественно гигрофильные многолетние травы, нередко исполинские, с корневищами или клубнями, их листья от цельных стреловидных до 3-раздельных с перисторассеченными сегментами. У представителей многих родов растение имеет лишь один, часто гигантский лист; на черешках листьев и на цветоносе обычны многочисленные схизогенные вместилища, особенно у развивающихся в водной среде видов из родов *лазия* (Lasia), *циртосперма* (Cyrtosperma), *уроспата* (Urospatha). Цветки 2—3-членные, протогиничные, обоеполые обычно с околоцветником, однополые — голые. Тычинок 4—6; гинецей из 2—5 плодолистиков или псевдомономерный, завязь 1-гнездная, с 1—2, реже несколькими семязачатками. У представителей пантропического рода циртосперма и палеотропического *подолазия* (Podolasia) пыльники раскрываются во всех цветках соцветия почти одновременно и у многих цветков обычно самоопыление.

В подсемействе по крайней мере 2 рода представлены лазающими растениями: это эндемики Гвинео-Конголезской флористической области роды *церцестис* (Cercestis) и *ректофиллум* (Rhektophyllum). Распространенный в прибрежных районах тропической Западной Африки *ректофиллум удивительный* (R. mirabile) на ювенильных побегах развивает небольшие стреловидные листья, на лазающих побегах — крупные рассеченные лопастные листья.

Лазиевые обычно растут отдельными, изолированными экземплярами и не образуют зарослей. *Монтричардия древовидная* (Montrichardia arborescens) является в этом отношении исключением. Это растение развивает прямой, похожий на ствол дерева стебель, достигающий в высоту 3 м, увенчанный крупными стреловидными листьями с примитивным жилкованием. У ее колючей разновидности (M. arborescens var. aculeata) стебель покрыт крупными шипами и достигает в высоту 7—9 м. Монтричардия — пионерное растение. Известный исследователь тропических лесов П. Ричардс (1961) считает его первым поселенцем на илистых отложениях проток дельтовой зоны Амазонки. Плоды монтричардии поедают и разносят главным образом птицы, обитающие в заливах и болотах Южной Америки. Попавшие на подходящий субстрат, семена монтричардии прорастают необычайно быстро, и проростки ее могут укорениться в промежутке времени между двумя приливами. Благодаря интенсивному развитию всходов растение за короткий срок образует почти чистые заросли, чередующиеся с зарослями из дрепанокарпуса

луновидного (Drepanocarpus lunatus) из семейства бобовых. Под прикрытием этих зарослей начинают развиваться мангры, впоследствии заглушающие монтричардию, и она переходит в положение угнетенного подлеска. Стадия зарослей монтричардии древовидной характерна для зарастания песчаных берегов рек в бассейне Амазонки.

Среди лазиевых, несомненно, наиболее интересен самый крупный род подсемейства — аморфофаллус — абориген тропических лесов и саванн Старого Света, особенно травянистый великан аморфофаллус гигантский. Немногим более ста лет назад (в 1878 г.) итальянский ботаник Одорадо Беккери нашел это растение в дождевом тропическом лесу Западной Суматры. Впоследствии его удалось вырастить в оранжереях ботанических садов ряда стран, и это растение-чудо с огромным, значительно превышающим рост человека соцветием произвело сенсацию и вызвало паломничество в ботанические сады. Журналисты, неоднократно писавшие об аморфофаллусе, называли его соцветие «самым крупным цветком в мире». Огромное чашеобразное покрывало, причудливо окрашенное в зеленовато-беловатые и красные тона, гофрировано в верхней части и скрывает нижнюю половину початка, несущую в основании женские цветки (рис. 269). Над ними располагается около 5 тыс. мужских цветков. Из центра покрывала примерно на 1,5 м возвышается в виде мощного конуса самая верхняя, стерильная часть початка. Во время цветения она значительно нагревается, и именно в этот период от нее исходит крайне неприятный запах. У отдельных растений зловоние настолько сильно, что ухаживающие за ними сотрудники, чтобы избавиться от запаха, вынуждены менять одежду. Растение цветет в безлистном состоянии, и только после образования плодов появляется его единственный лист. Черешок такого листа, несколько расширяющийся книзу, больше похож на ствол небольшой пальмы (он может достигать в высоту 2—5 м!), а сложнорассеченная пластинка листа — на ее крону. Каждая из частей 3-раздельной пластинки листа дважды перисторассечена, и длина каждого из этих сегментов может достигать 2 м. Конечно, такие гигантские органы развиваются не сразу из семени, им предшествует целый ряд сменяющих друг друга генераций листьев и клубней. Причем с каждой новой генерацией увеличиваются размер и рассеченность нового развивающегося листа, диаметр и масса клубня. Наконец, когда в клубне накоплено достаточно питательных (запасных) веществ, развивается соцветие. Первое соцветие тоже еще сравнительно небольшое (меньше метра), последующие же генерации

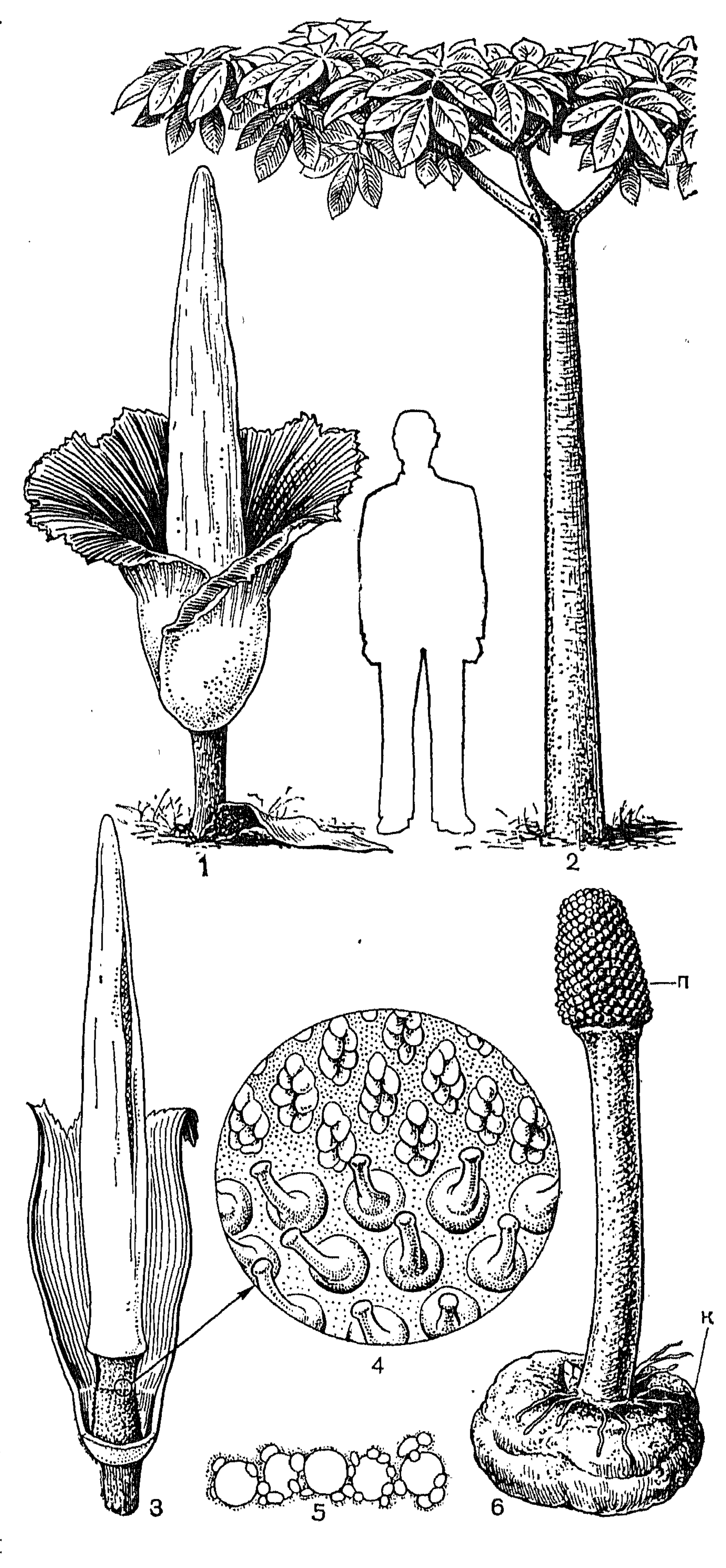


Рис. 269. Аморфофаллус гигантский (Amorphophallus titanum).

Общий вид растения: 1 — в стадии цветения (соцветие); 2 — в вегетативной стадии (единственный лист); 3 — соцветие (передняя часть покрывала удалена); 4 — фрагмент соцветия в пограничной зоне между женскими (внизу) и мужскими (вверху) цветками; 5 — поллиний; 6 — растение в стадии плодоношения: п — соплодие, к — клубень.

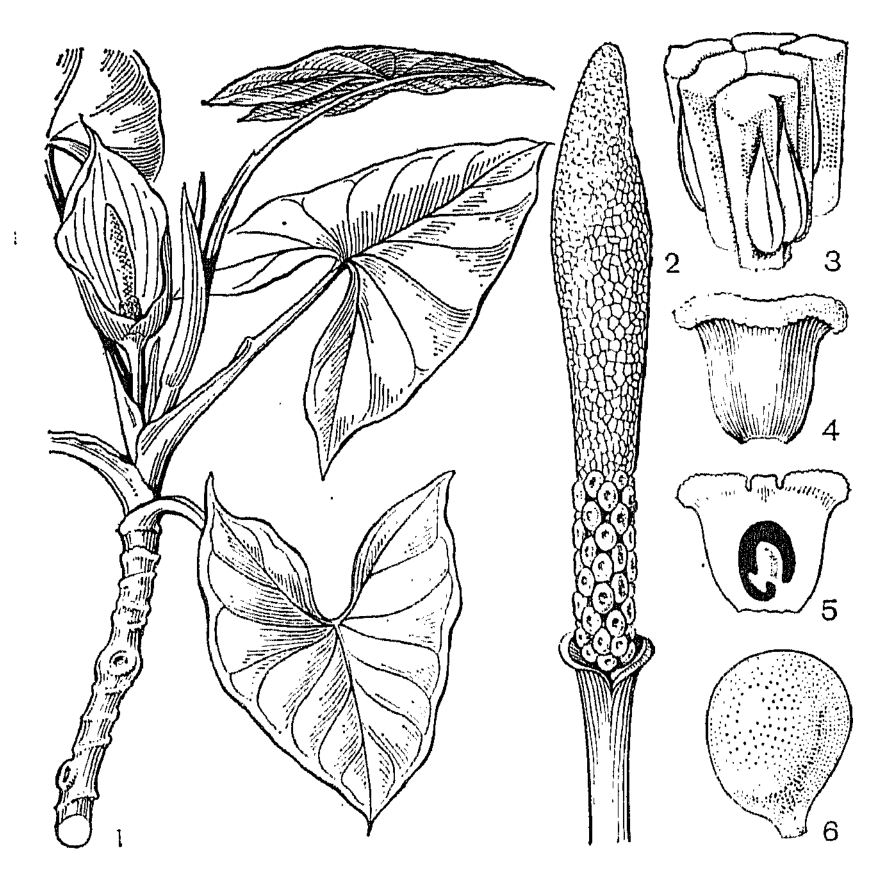


Рис. 270. Монтричардия древовидная (Montrichardia arborescens):

1 — верхняя часть цветущего побега; *2* — початок (внизу — женская часть, вверху — мужская часть соцветия); *3* — мужские цветки (вид сбоку); *4* — женский цветок — гинецей (вид сбоку); *5* — продольный разрез гинецея; *6* — плод.

соцветий, листьев и клубней становятся все крупнее. По-видимому, близка к предельной высота соцветия в 2,6 м, известен 5-метровый черешок листа и клубень массой 40 кг при диаметре примерно 50 см.

Весь процесс цветения занимает у аморфофаллуса несколько дней. Опыление цветков производят попадающие в огромную чашу покрывала соцветия навозные жуки, привлеченные запахом. Затем, буквально на глазах, чаша покрывала сморщивается, подвядает и отваливается вместе с верхней частью початка. На коротком цветоносе остается лишь зона женских цветков. Завязи цветков постепенно разрастаются, образуя мясистые ягоды, распространяемые животными.

Подсемейство *филодендровые* (Philodendroideae) включает примерно 15 родов и более 500 видов. Это преимущественно лазающие растения, реже древовидные или травянистые формы. Характерно образование корневищ, придаточных воздушных корней, в тканях обычны млечники, в клетках — рафиды. Цветки однополые, голые, женские иногда со стаминодиями; тычинки часто в синандриях; гинецей из 2—14 плодолистиков; завязь одно- — многогнездная, с одним — многочисленными семязачатками. Плод — сочная ягода.

Филодендровые — энтомофильные, зоохорные растения, широко распространенные в тропической зоне, но распределены в пределах ее очень неравномерно. Богаты ими американские и азиатские тропики. В Африканском флористическом подцарстве встречаются лишь небольшие, как правило, обособленные своеобразные роды. Основной род подсемейства филодендрон, включающий более 250 видов, распространен только в Неотропическом царстве. Большинство его видов обитает в нижнем горном поясе и на низменностях и представлено преимущественно лазающими растениями. Переход к лазанию имеет глубокий биологический смысл. В дождевых тропических лесах до поверхности почвы доходит ничтожное количество света, но уже на высоте 2,5 м освещенность почти удваивается, поэтому лазающие растения, если они даже, как аронниковые, не пробиваются в верхний полог, значительно выигрывают в световом режиме по сравнению с растениями нижнего яруса. И это размещение лазающих растений в условиях лучшего освещения осуществляется без построения ими самоподдерживающих структур (мощных стволов и прочее), требующих больших энергетических затрат. В отличие от антуриумов, филодендроны не отличаются большим разнообразием горных форм и не заходят высоко в горы. Высотное распространение их обычно ограничивается поясом 1500—2000 м над уровнем моря, но и на этих высотах произрастает сравнительно немного видов. Жизненные формы филодендронов разнообразны, не менее разнообразны и морфологические признаки этого большого рода. Листья от цельных до дважды перисторассеченных, черешки с влагалищами. Покрывало соцветия толстое, мясистое, с перетяжкой, свернутое в трубку, приоткрывающуюся во время цветения и обычно развертывающуюся после оплодотворения цветков. Початки цилиндрические с очень тесно расположенными цветками. В нижней части размещаются женские цветки, каждый из них представлен гинецеем: яйцевидной 2- — многогнездной завязью и преимущественно полушаровидными рыльцами. Выше по початку сравнительно небольшая зона стерильных (мужских) цветков и оканчивается початок мужскими цветками с 2—6 необычной формы тычинками. Тычинки сидячие, с сильно разросшимся связником, образующим подобие геометрической фигуры типа призмы или перевернутой усеченной пирамиды. На боковых сторонах этого образования размещены пыльники. Тычинки так тесно расположены на початке, что их границы, как и границы мужских цветков, почти неразличимы. У лазающего *филодендрона имбе* (P. imbe), широко культивируемого в оранжереях, границы меж-

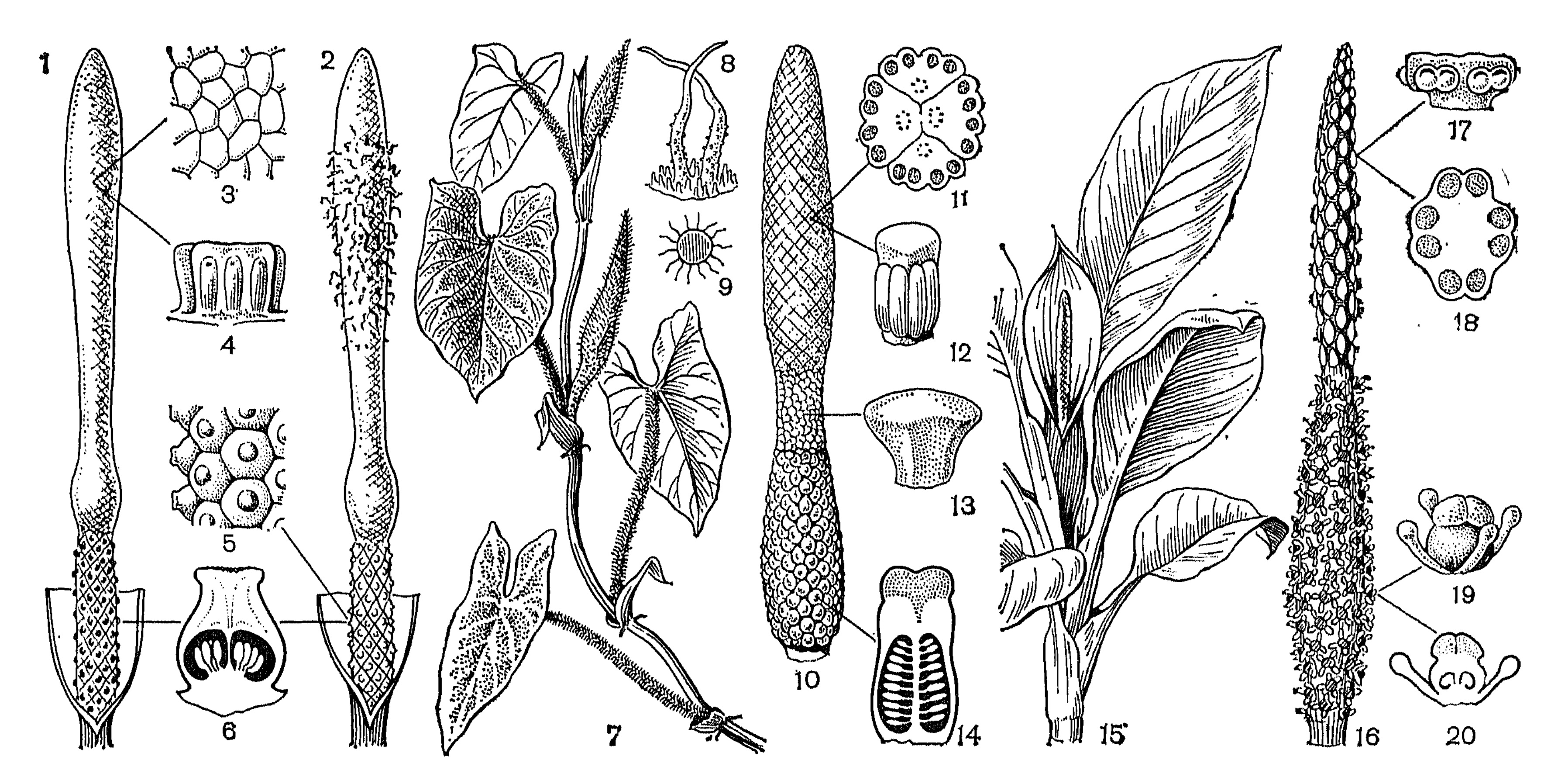


Рис. 271. Ароидные: подсемейство филодендровые.

Филодендрон имбе (Philodendron imbe): *1* — початок в женской стадии цветения (покрывало удалено); *2* — початок в мужской стадии цветения; часть соцветия с мужскими цветками: *3* — вид сверху; *4* — вид сбоку; *5* — часть соцветия с женскими цветками; *6* — продольный разрез гинецея (объяснения в тексте). Филодендрон бородавчатый (P. verrucosum): *7* — общий вид; *8* — волоски на черешках листьев; *9* — поперечный разрез черешка листа; *10* — початок; *11* — поперечный разрез мужского цветка; *12* — тычинка; *13* — стерильный цветок; *14* — продольный разрез завязи. Диффенбахия приземистая (Diffenbachia humilis): *15* — общий вид; *16* — початок; *17* — мужской цветок (вид сбоку), тычинки соединены в синандрии; *18* — то же на поперечном срезе; *19* — женский цветок с 4 стаминодиями; *20* — то же в продольном разрезе.

ду мужскими цветками проступают в виде тонкой, неясной сетки, едва заметной на белой поверхности початка. Развивающееся соцветие находится внутри зеленоватого покрывала, полностью скрывающего початок. Лишь к началу цветения края покрывала расходятся, его внутренняя поверхность становится красновато-лиловатой и на ее фоне отчетливо выступает снежно-белая, как бы восковая верхняя часть початка, несущая мужские цветки. В это время начинается цветение расположенных в нижней части початка женских цветков. В углублениях их рылец появляются капли ярко-оранжевой вязкой жидкости — это и есть воспринимающая пыльцу поверхность, явно привлекающая внимание насекомых-опылителей. Спустя некоторое время рыльца подсыхают (обычно не все сразу) и начинается мужская фаза цветения. Сжатые и прикрытые разросшимися связниками пыльники начинают разрастаться — раздвигают преграды, в данном случае разъединяют тычинки. Линии их разграничения, до сих пор едва заметные, становятся все более отчетливыми, наконец, между тычинками появляются щели. Примерно в этот момент пыльники раскрываются в верхней части и пыльца под давлением извергается. Но у филодендрона имбе, как и у многих других ароидных, пыльца склеена в липкие ленты, они-то и выдавливаются из пыльников, как паста из тюбика, образуя на початке массу кудрявых червеобразных нитей (рис. 271). Вскоре некоторые нити отрываются, попадают на нижерасположенные женские цветки и опыляют их, если рыльца еще не потеряли восприимчивость. Но большинство нитей приклеивается к телам ползающих по початку насекомых-опылителей, они и переносят пыльцу на цветки других растений.

На родине, в Южной Бразилии, филодендрон имбе используют главным образом в народной медицине как антисептик. Его воздушные корни используют как веревки, из коры плетут корзины.

Филодендрон дваждыперистонадрезный (P. bipinnatifidum) — оригинальное древовидное растение с прямостоячим коротким узорчатым стволом, его геометрически правильный рисунок образуют светлые овалы — следы от опавших листьев. Стебель оканчивается крупными дваждыперистыми листьями на длинных черешках. Интересные наблюдения над его цветением в естественных условиях обитания провел известный датский ботаник И. Э. Варминг (1883). Он подметил несколько любопытных явлений, протекающих последовательно или почти одно-

временно в период его цветения. Раскрывание покрывала соцветия сопровождается повышением температуры пыльников на 12,5° по сравнению с температурой окружающей среды. Этому сопутствует выделение соцветием очень сильного, одуряющего запаха, привлекающего множество насекомых-опылителей, главным образом мелких жуков, которые проникают в соцветие и остаются там некоторое время, вероятно привлеченные ароматической, вязкой, желтоватой жидкостью, выделяемой в этот момент секреторными клетками на внутренней поверхности покрывала в области женского соцветия. Ползая в основании соцветия, насекомые могут опылять цветки пыльцой, принесенной на их тельцах. Во время формирования плодов верхняя часть соцветия, как и у других аронниковых, подвядает и опадает, нижняя, несущая завязи, сильно разрастается и образует плотное соплодие из желтых 5—6-семянных ягод, увенчанных черноватыми рыльцами. Кисло-сладкие плоды распространяют животные, особенно часто обезьяны и летучие мыши. Этот декоративный вид, культивируемый у нас в оранжереях, широко распространен в лесах Южной Бразилии на высоте 200—300 м над уровнем моря. Местное население использует его в различных целях: жгучий млечный сок как лекарственное средство, ягоды — излюбленное лакомство, воздушные корни идут на приготовление грубых веревок, деревянных гвоздей.

Декоративно и своеобразно небольшое лазающее растение — *филодендрон бородавчатый* (P. verrucosum), привлекающий внимание красными черешками, несущими длинные причудливо изогнутые чешуйчатые волоски (рис. 274, *8*), стреловидными листьями, сверху зелеными, снизу с красновато-лиловатыми полосами, и красноватыми соцветиями. Естественно распространен этот вид в Латинской Америке на высоте до 1000 м над уровнем моря. С этими же районами связано произрастание другого декоративного лазающего вида — *филодендрона краснеющего* (P. erubescens). Он имеет темнопурпурные соцветия (табл. 63) и красноватые междоузлия.

Среди представителей рода *диффенбахия* (Diffenbachia), распространенных по всей тропической Америке, много ядовитых растений, к ним относится и полиморфный вид *диффенбахия сегуина* (D. seguina). Жгучий сок, содержащийся в растении, вызывает сильные ожоги слизистых оболочек и кожи. В Вест-Индии в прошлом этим растением плантаторы наказывали рабов, заставляя их откусывать куски стебля. Возникающая сразу же опухоль слизистых оболочек и языка затрудняет речь, откуда и народное название растения, в переводе означающее «немая розга». Природа токсичности этого растения, как указывает американский ботаник Т. Плоуман (1969), еще полностью не раскрыта. Предполагают, что это — результат совместного механического и химического воздействия. При откусывании растения миллионы рафид проникают в слизистую оболочку и ранят ее, химическая же токсичность приписывается необычайно ядовитой протеиновой фракции, быстро проникающей в образовавшиеся ранки. Кроме того, во всех частях растения содержатся цианистые соединения. Растение использовалось местным населением как продукт питания, целебное средство, как яд для истребления грызунов и насекомых. Пытались найти применение этому растению и в период второй мировой войны и отнюдь не в гуманных целях. Т. Плоуман пишет, что один из лидеров нацизма — Гиммлер, получив сведения о возможности использовать экстракт из «немой розги» для стерилизации узников концентрационных лагерей, поручил собрать всю информацию об этом растении и начать разведение его в специальных оранжереях непосредственно в концентрационных лагерях. Однако вскоре Бразилия объявила войну фашистской Германии и получить «немую розгу» из Америки оказалось невозможным. План широкого использования этого растения в изуверских целях не реализовался.

Несколько обособленное место в подсемействе занимает монотипный островной род *тифонодорум* (Typhonodorum), распространенный в Мадагаскарском флористическом подцарстве и на острове Занзибар. *Тифонодорум Линдли* (T. lindleyanum) — крупное травянистое растение (высотой до 4 м), образующее густые заросли в болотах, реках и ручьях (рис. 272). Нижняя половина его стебля погружена в воду, надводная часть оканчивается пучком крупных листьев со стреловидной пластинкой длиной более метра и мощными черешками с широкими влагалищами. На длинном (до 50 см) початке размещены 4 зоны цветков. Женские цветки, состоящие из гинецеев, окруженных стаминодиями, расположены в нижней зоне; выше по початку — короткая зона стерильных цветков, представленная синандродиями (сросшимися стаминодиями); ее сменяют мужские цветки каждый из 4—8 тычинок, и оканчивается початок зоной стерильных цветков из 3—6 стаминодиев каждый. Ценокарпный гинецей образован 4—5 плодолистиками, что отчетливо видно по еще несросшимся 4—5 рыльцам, но завязь уже одногнездная, с 1—2 ортотропными семязачатками (рис. 272, *4*). Совершенно своеобразно развиваются семена тифонодорума. Здесь встречается особый тип живорождения, существенно отличающийся от типичной виви-

парии, с которой читатель уже познакомился на примере мангров (Жизнь растений, т. 5, ч. 2, с. 232). Зародыш тифонодорума образует листовые зачатки, находясь еще внутри плода и семенной кожуры (рис. 272, 7). Почечка зародыша получает возможность развиваться в семени за счет питательных веществ эндосперма, которые поставляет ей с помощью гаустории семядоля. Находясь внутри семенной кожуры, почечка успевает сформировать 3—4 узких зачатка листа и придаточные корни. Когда плод созреет, трубка покрывала отрывается от растения и падает в воду; в воде оказываются и семена растения, долгое время сохраняющие плавучесть. После укоренения у зародыша развиваются сначала такие же узкие листья и лишь постепенно формируются стреловидные, характерные для взрослого растения.

Тропическое подсемейство *колоказиевых* (Colocasioideae) включает множество ценных пищевых растений, имеющих огромное значение в питании населения тропических и субтропических стран. Примерно 15 родов и более 150 видов объединяет эта группа крупных трав с хорошо выраженными подземными стеблями — мощными клубнями, толстыми корневищами. У ряда видов развиваются толстые, короткие надземные стебли, обычно не ветвящиеся, но чаще их нет и наземные органы представлены крупными простыми, цельнокрайными листьями на длинных черешках и цветоносными побегами. Антоцианы, содержащиеся в листьях, придают им красновато-лиловый оттенок (особенно у молодых листьев), вызывают пестролистность, иногда с причудливым распределением красок. В стеблях, листьях, клубнях обычны млечники, много клеток с рафидами. Толстые плотные покрывала соцветий имеют характерную перетяжку, ниже ее на початке расположены женские цветки с одногнездной завязью и несколькими семязачатками, выше — мужские, состоящие из сросшихся в синандрии тычинок; пыльники раскрываются порами, пыльцевые зерна объединены в червеобразные слизистые ленты. В промежуточной зоне, под перетяжкой покрывала соцветия на початке формируются стерильные цветки со сросшимися в синандродии стаминодиями. У большинства колоказиевых покрывало в самой узкой части, в зоне перетяжки, почти примыкает к початку и в оставшуюся узкую щель могут проникнуть к женским цветкам только очень мелкие насекомые. Затруднения, встречаемые опылителями на этом пути, возможно, одна из причин редкого образования полноценных плодов. Вегетативное размножение у колоказиевых явно преобладает, если не становится единственным у ряда видов. Особенно

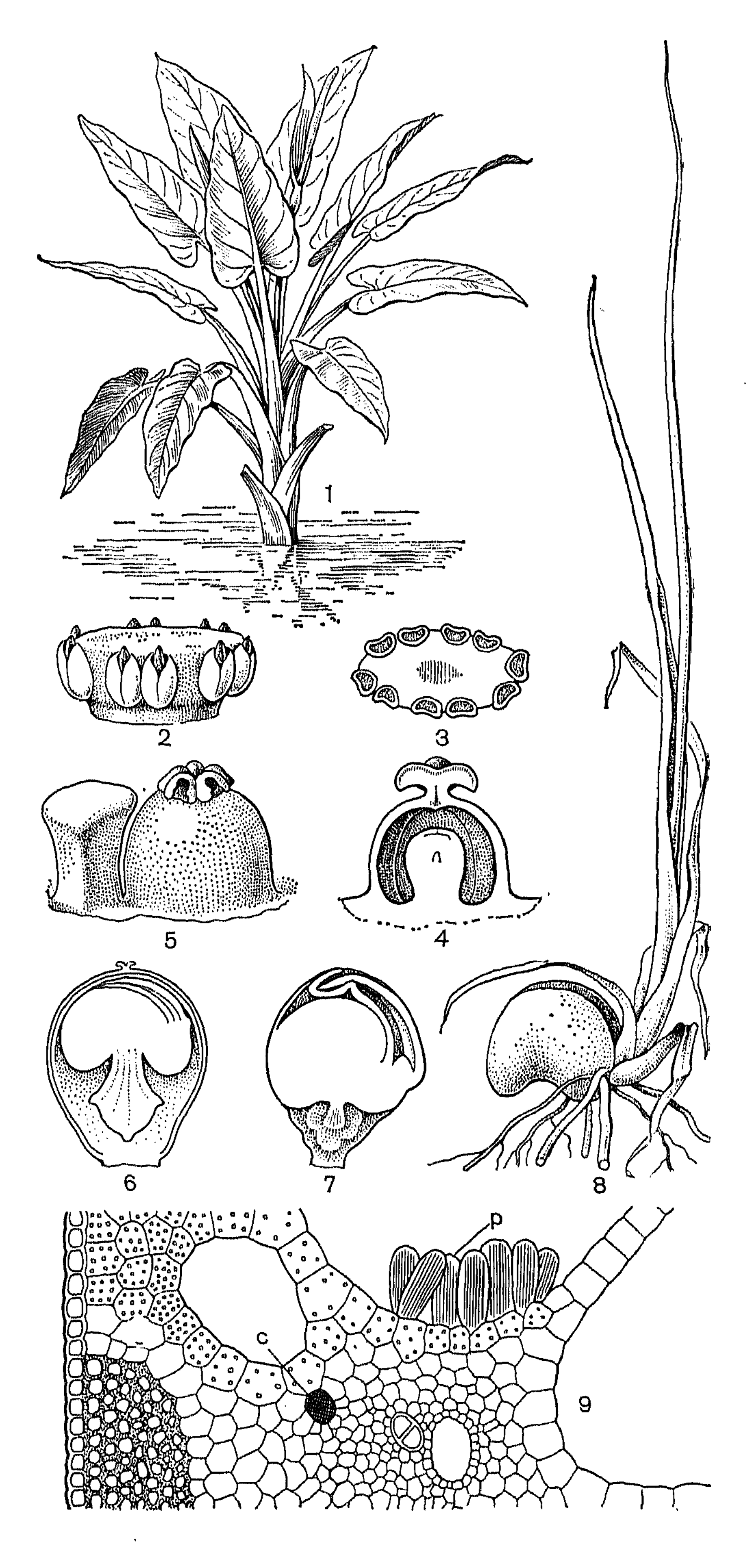


Рис. 272. Тифонодорум Линдли (Typhonodorum lindleyanum):

1 — общий вид; *2* — мужской цветок (синандрий) в стадии начала раскрывания пыльников; *3* — то же на поперечном срезе; *4* — продольный разрез гинецея; *5* — гинецей и стаминодий; *6* — продольный разрез плода; *7* — развивающиеся в семени зародыш с гаусторией, внедрившейся в эндосперм, и зачатками листьев; *8* — проросток; *9* — поперечный срез нижней части жилки листа; *p* — группа клеток с рафидами, выступающими в межклетники, **с** — секреторная клетка.

редко плодоносят широко культивируемые виды, разводимые обычно подземными стеблями.

Первое место среди используемых видов, несомненно, принадлежит *таро* — так называют клубни и само растение *колоказии древней* (Colocasia antiquorum), известной также под названием *колоказии съедобной* (C. esculenta). Это травянистое растение развивает крупные сердцевидные листья с черешками длиной до 2 м и мощные крахмалистые клубни, ради которых его и разводят уже более 2000 лет. Есть много предположений о родине таро, и, по-видимому, Южная Азия наиболее вероятное место его происхождения. В Китай таро проникло в I в. н. э. и распространилось по островам Тихого океана. На Гавайях и Таити его разведение было особенно успешным, множество культурных форм этого растения существует там и сейчас. Утверждают, что само название «таро» — таитянская форма яванского названия растения. Распространялась культура таро и в западном направлении. Из рукописей Плиния известно, что уже в его времена таро использовали в пищу египтяне. Позже оно появилось в тропической Западной Африке, откуда африканские рабы вывезли его на острова Вест-Индии, а затем таро проникло и на Американский континент. В настоящее время его разводят в тропической и субтропической зонах и в естественном состоянии это растение уже неизвестно.

Имеется множество разновидностей таро, различающихся по форме и окраске листьев, строению соцветий. Но особенно разнообразны его клубни — основной объект деятельности селекционеров. Выведено множество сортов таро, различающихся по форме и строению клубней, их размеру и количеству, содержанию в них тех или иных химических веществ, вкусовым качествам и так далее. Обычен у таро один крупный корневищеподобный клубень, но есть сорта и со множеством мелких, окружающих его клубней (рис. 273). Распространение у таро по крайней мере 4 хромосомных рас с числом хромосом в соматических клетках 28, 42, 36 и 48 говорит о разных основных хромосомных числах и о генетической неоднородности растений, объединенных под этим названием.

Таро культивируют на низменностях, на переувлажненных или заболоченных почвах, разводят его и в горах (в Гималаях, например, культура таро встречается и выше 2500 м над уровнем моря). Используют клубни таро примерно в тех же целях и так же разнообразно, как картофель в умеренных широтах. Таро всегда едят в вареном или жареном виде, сырые клубни его вызывают ощущение сильного жжения во рту. Одной из причин этого считают действие содержащихся в них рафидов. Рафиды расположены в плотных пучках в специальных цилиндрических клетках. Если конец такой клетки разрушается, игольчатые кристаллы под давлением клеточного сока с силой извергаются и, по-видимому, ранят слизистую оболочку рта. Кроме клубней, у колоказии древней используют в пищу также толстые, мясистые корневища и листья.

В тропиках Нового Света естественно распространено более 40 видов рода *ксантосома* (Xanthosoma). Заслуживает внимания вест-индская *ксантосома стрелолистная* (X. sagittifolium), чаще всего называемая там «маланга». Растение это разводили еще в доколумбовой Америке. Культурный ареал этого вида в настоящее время охватывает тропики обоих полушарий. Во взрослом состоянии ксантосома имеет толстый прямой наземный стебель более метра высоты и превышающие его по длине стреловидные листья с черешками до 2 м. Покрывало соцветия, зеленое снаружи и кремовое внутри, в верхней части открыто, в нижней свернуто в трубку, внутри которой находится небольшой початок (рис. 273). В его основании расположены женские цветки. Их гинецей образован 3—4 плодолистиками, рыльце дисковидное, завязь 2—4-гнездная, с многочисленными семязачатками. Выше по початку — зона стерильных цветков, образованных синандродиями, и оканчивается початок мужскими цветками, их тычинки по 4—6 срастаются в синандрий. Разводят ксантосому главным образом из-за толстых клубневидных корневищ, но в пищу используют также и надземный стебель и листья. Экономическое значение как источники питания имеют также *ксантосома Жакэна* (X. jacquinii, рис. 260), *ксантосома фиолетовая* (X. violaceum), *ксантосома мощная* (X. robustum) и др. Среди видов, распространенных в Палеотропическом царстве, заслуживает внимания самый крупный в подсемействе (более 60 видов) род *алоказия* (Alocasia), среди представителей которого немало ядовитых растений. Использование их в пищу требует специальной предварительной обработки. Наиболее широко используется в различнейших целях естественно произрастающая в Юго-Восточной Азии *алоказия крупнокорневищная* (A. macrorrhiza). Ее разводят как декоративное, пищевое и лекарственное растение в азиатских тропиках вплоть до Новой Каледонии, а также в тропической зоне Нового Света. Однако и у нее некоторые разновидности содержат почти во всех частях растения цианистые соединения.

Своеобразную группу живородящих растений (или ложноживородящих, поскольку рассматриваемое явление не связано с прораста-

нием семян на растении) образуют роды *ремузатия* (Remusatia) и *гонатантус* (Gonathantus). Это небольшие растения, высотой обычно до 50 см, иногда развивающиеся как эпифиты на деревьях. Их сердцевидные на длинных черешках листья отходят от слабо сплюснутых клубней. Покрывало соцветия скрывает початок, в верхней части которого размещены синандрии, отделенные зоной стерильных цветков от расположенных в основании початка женских цветков, состоящих только из одного гинецея; завязь одногнездная, содержащая несколько семязачатков. Растения эти плодоносят редко и, по-видимому, в настоящее время размножаются преимущественно вегетативно, для чего и развивают специальные органы. У представителей обоих родов от верхней части клубня отходят ветвящиеся побеги типа столонов с более или менее густо размещенными на них выводковыми почками. Основываясь на первоначально ортотропном положении этих столонов, Карл Гебель (1932) считает их видоизмененными цветоносными побегами. У *ремузатии живородящей* (R. vivipara) эти побеги красные, выводковые почки на них размещены пучками. Каждая из кроющих почку чешуек крючковидно загнута и этими крючками цепляется за шкуру животного, подобно эпизоохорным плодам и семенам. У ремузатии Хукера чешуйки почки более тонкие, не загнутые, почечки легко отрываются от побега и, по-видимому, распространяются ветром. Достигнув поверхности почвы, почка укореняется и развивается в новое растение. Рассмотренная группа растений в основном жители Гималаев, распространенные на высоте 1000—2000 м над уровнем моря. Ареал ремузатии живородящей более обширен и простирается от тропической Западной Африки, где она распространена на высоте 200—300 м, до Южного Китая.

Среди колоказиевых есть и стелющиеся растения, одно из них — *сингониум ножколистный* (Syngonium podophyllum). Его побеги стелются по земле, интенсивно ветвятся и укореняются в каждом узле (рис. 260). На ювенильных побегах развиваются характерные стреловидные листья, с возрастом растения сменяющиеся на 5—7-рассеченные. В тканях развиваются млечники, и млечный сок имеется во всех частях растения. Мясистое соплодие сингониума подофиллового в некоторых районах Латинской Америки употребляют в пищу.

Подсемейство *аронниковые* (Aroideae) — одно из самых специализированных и наиболее интересных среди рассматриваемой группы, распространено преимущественно в тропической и субтропической зонах и включает примерно 30 родов и около 200 видов. Его представители — небольшие прямостоячие наземные тра-

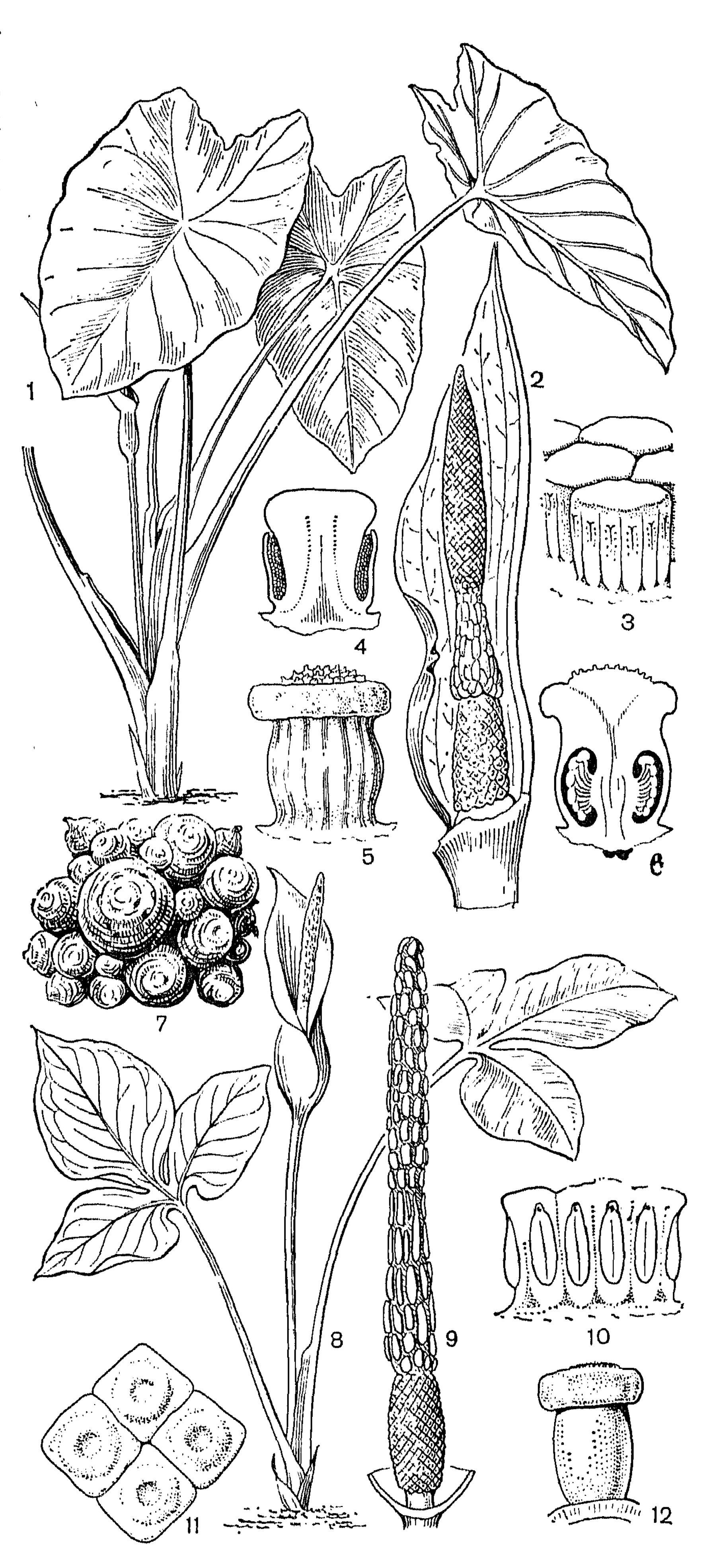


Рис. 273. Аронниковые: подсемейство колоказиевые.

Ксантосома стрелолистная (Xanthosoma sagittifolium): *1* — общий вид; *2* — соцветие (часть покрывала удалена); *3* — мужские цветки, состоящие из соединенных в синандрии тычинок; *4* — продольный разрез синандрия; *5* — гинецей; *6* — продольный разрез завязи. Колоказия древняя (Colocasia antiquorum), или таро: *7* — клубни широко культивируемой формы «дашин». Ксантосома широколопастная (Xanthosoma platylobum): *8* — общий вид; *9* — початок (покрывало удалено); *10* — синандрии (вид сбоку); *11* — 4 женских цветка (вид сверху); *12* — гинецей.

вы с клубнями и корневищами, корневищные болотные и водные растения. Их цветки однополые, голые, однодомные и очень редко двудомные; тычинки свободные или в синандриях; завязь преимущественно одногнездная, с несколькими семязачатками; семя с эндоспермом; плод — сочная ягода. Соцветия устроены сложно, их структура включает приспособления для предотвращения самоопыления и привлечения насекомых-опылителей. Характерны сапромиофилия и зоохория. В тканях есть млечные сосуды, в клетках — нередки рафиды, найдены алкалоиды, в том числе и ядовитые. Распространено вегетативное размножение клубнями и корневищами. В нашей стране естественно обитают виды из родов *аронник* (Arum), *аризема* (Arisaema) и *эминиум* (Eminium), привлекающие внимание не только своеобразным внешним обликом, но и необычайно сложными приспособлениями к опылению.

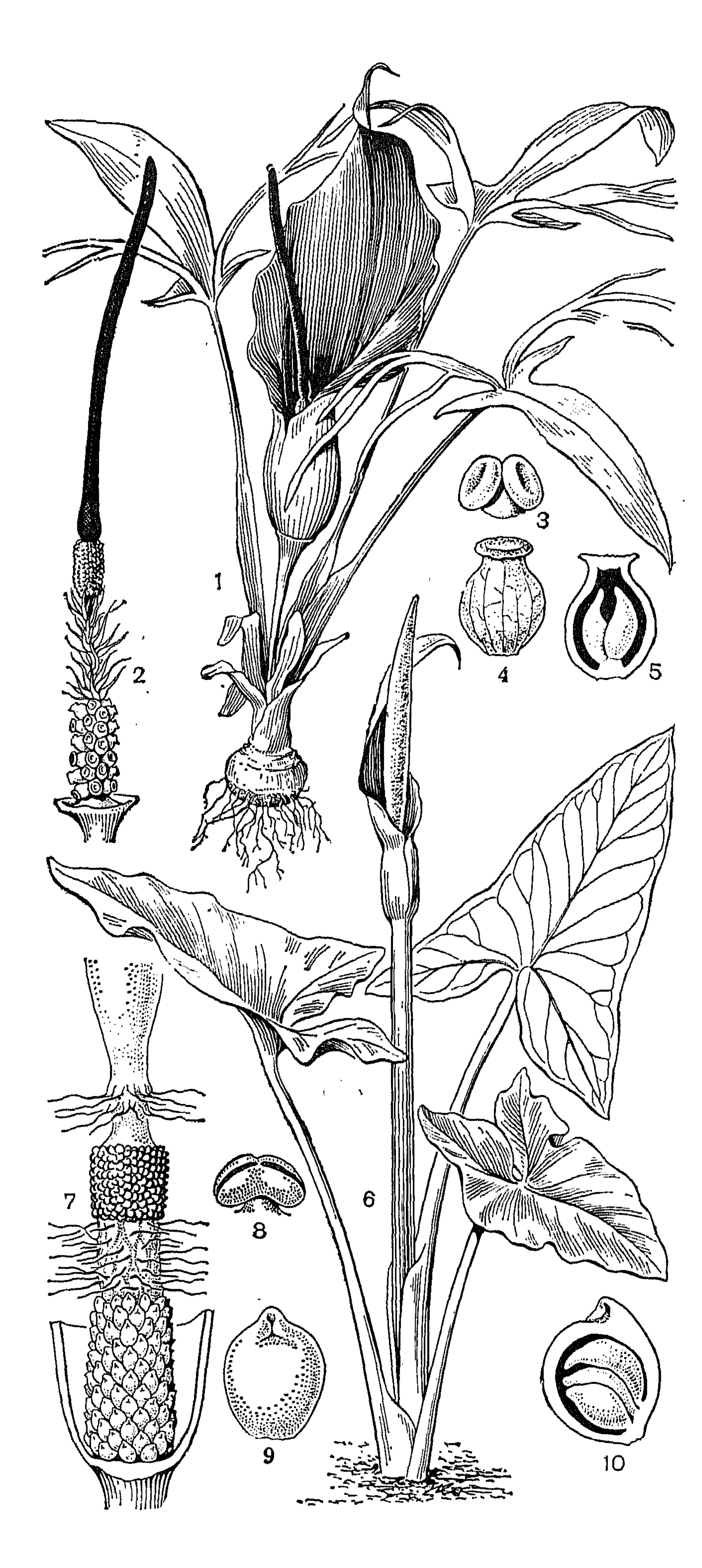


Рис. 274. Аронниковые Средней Азии.

Эминиум Альберта (Eminium alberti): *1* — общий вид; *2* — початок (покрывало удалено); *3* — мужской цветок; *4* — женский цветок (гинецей); *5* — продольный разрез гинецея. Аронник Королькова (Arum korolkovii): *6* — общий вид; *7* — соцветие (покрывало удалено); *8* — мужской цветок (тычинка); *9* — женский цветок (гинецей); *10* — плод.

Детально опыление изучено у западноевропейского *аронника пятнистого* (Arum maculatum) — обычного растения влажных широколиственных лесов, обитающего на богатых гумусом переувлажненных почвах. Строение сложного соцветия аронников можно рассмотреть на рисунке 274. Аронник — сапромиофильное растение, и его опылители мясные, падальные и навозные мухи, как известно, не имеют особых приспособлений для опыления цветков. Поэтому растение «рассчитывает лишь на себя». У него имеется ряд сложнейших приспособлений для привлечения опылителей и достижения эффекта опыления. Характерно, что все эти приспособления сводятся к обману насекомого-опылителя. Растение успешно имитирует цвет субстрата, в который откладывают яйца его опылители. Темные листья и грязно-лилово-красноватое, иногда пятнистое покрывало напоминает разлагающееся мясо. Впечатление усиливают отвратительный запах, исходящий от верхней части (придатка) початка, и его повышенная температура. Обманутые приманкой мухи и мошки из семейства бабочниц (Psychodidae) летят к соцветию. В надежде отложить яйца в подходящий субстрат они вползают внутрь соцветия и оказываются в ловушке. Насекомые не могут удержаться в верхней части соцветия на внутренней поверхности покрывала, несущей скользкие выросты-сосочки, и соскальзывают вниз к основанию соцветия. Ползти вверх им препятствует скользкая поверхность покрывала, к тому же выход из соцветия закрыт направленными вниз ветвистыми волосками (видоизмененными стерильными цветками). Вынужденные находиться в основании соцветия, насекомые ползают среди женских цветков и поедают выделяющуюся на рыльцевых волосках сладковатую жидкость.

Попутно они опыляют цветки, если перед посещением данного соцветия их тельца уже были осыпаны пыльцой. Но насекомые лишь временные пленники соцветия, и растение совсем небескорыстно их подкармливает. Проходит некоторое время (примерно сутки), и рыльца подсыхают, внутренние стенки покрывала теряют тургор, и находящиеся на их поверхности скользкие сосочки уже не препятствуют насекомым карабкаться вверх. На своем пути к выходу насекомые проползают через зону пылящих тычинок, поскольку к этому времени растение уже вступает в мужскую фазу цветения, пыльники раскрываются, и на тельца насекомых попадает пыльца. Осыпанные пыльцой, насекомые беспрепятственно выбираются наружу: стерильные цветки, ранее закрывавшие выход из соцветия, теперь уже подвяли и не служат помехой. Выйдя из соцветия, насекомые опять дают себя обмануть, и все начинается сначала: они летят к следующему ароннику, попадают в его соцветие и опыляют цветки. Этот способ привлечения опылителей очень эффективен, в ловушку-соцветие попадают сотни и даже тысячи насекомых. Немецкий ботаник П. Кнут (1898) насчитал в одном соцветии аронника пятнистого около 4 тыс. экземпляров бабочницы обычной (Psychoda phalaenoides).

Сходно с рассмотренным происходит опыление у интересного растения нашей флоры — *аронника восточного* (Arum orientale). Немногим отличается опыление цветков у *аронника черного* (A. nigrum), обитающего в основном в районах Адриатики. В соцветие-ловушку этого вида попадают многочисленные мухи и жуки. Совершенно другую группу насекомых привлекает *аронник конофаллоидный* (A. conophalloides). По указанию К. Фэгри и Л. ван дер Пейла (1966), цветки этого растения опыляют только кровососущие москиты и только самки (самцы не сосут кровь). Предполагают, что соцветие этого аронника привлекает насекомых имитацией запаха шкуры млекопитающего, кровью которого они питаются.

В тропиках и субтропиках Старого Света, от тропической Африки до Филиппин, распространен олиготипный род *сауроматум* (Sauromatum). Его представители — небольшие травы с единственным пальчаторассеченным листом и ярким пятнистым покрывалом соцветия. Обитают они в затененных местах под пологом тропических лесов и на открытых участках, в саваннах, на низменностях и в горах, поднимаясь до высоты 2500 м в районах Гималаев. *Сауроматум капельный* (S. guttatum) — декоративное сапромиофильное растение (табл. 64). Во время цветения перед раскрытием пыльников придаток початка соцветия издает резкий, неприятный запах, привлекающий мух-опылителей. Именно у этого вида появлению запаха предшествует резкое, буквально в течение дня повышение концентрации свободных аминокислот в 20 раз, что, возможно, и определяет резкость, быстроту появления и кратковременность запаха.

Большинство видов рассматриваемой группы родства — гигрофиты, обитающие во влажных затененных местообитаниях, но есть в подсемействе и растения настоящих пустынь. К ним относятся виды рода эминиум (Eminium), распространенного преимущественно в Ирано-Туранской флористической области. Эминиумы быстро развиваются, цветут и плодоносят весной в короткий период дождей. С прекращением дождей надземная часть растений отмирает, и они проводят бóльшую часть года в состоянии клубня в почве, как обычные эфемероиды-геофиты. На фоне светлых красок наших среднеазиатских песчаных пустынь резко выделяется темно-фиолетовыми, почти черными покрывалами соцветий *эминиум Лемана* (E. lehmannii). Соцветие его устроено по типу ловушки, и видоизмененные стерильные цветки, занимающие весь промежуток оси початка между женскими и мужскими цветками, вероятно как и у аронников, удерживают насекомых-опылителей в зоне женских цветков. Привлекает же насекомых не только интенсивная окраска внутренней поверхности покрывала, но и отвратительный запах, исходящий от придатка початка. По этим признакам легко узнать способ опыления растения — это уже известная нам сапромиофилия. Зоохория — обычный путь распространения его плодов — сочных белых ягод. Придаточные корни, отходящие от клубней, служат у эминиума хранилищами влаги, иногда ее используют пастухи для утоления жажды. В самих клубнях содержится до 30% крахмала и найдены алкалоиды. *Эминиум Альберта* (E. alberti, рис. 274) — горное растение, обитающее в Средней Азии на высоте 500—1800 м над уровнем моря, декоративное, но ядовитое. Темно-фиолетовое покрывало и причудливо трижды пальчаторассеченные листья придают ему необычность и своеобразие. Произрастает эминиум Альберта обычно среди кустов миндаля в эфемеретумах вместе со злаками. Как декоративные растения эминиумы используются сравнительно мало. Из покрывала их соцветий получают краску, клубнями эминиума Альберта травят мышей и даже крупных хищников. Содержание алкалоидов в клубнях этого растения сравнительно высоко (до 0,5%), и, по-видимому, многие из этих алкалоидов ядовиты.

В подсемействе аронниковых есть ряд небольших родов, распространенных в Неотропическом флористическом царстве. Это южнобра-

зильский род *спатикарпа* (Spathicarpa), представители которого отличаются своеобразными соцветиями с почти полным срастанием покрывала и початка, что и отражено в названии рода. Интересен род *астеростигма* (Asterostigma), его вид — *астеростигма Лушната* (A. luschnathianum) — травянистое растение с характерными для рода звездчатыми рыльцами (рис. 275), распространено в горных районах Бразилии и зовется там «харарака» за сходство пятнистых черешков ее листьев с расцветкой гремучей змеи (харарака — гремучая змея). Небольшие клубни этого растения ценятся как противоядие от змеиных укусов.

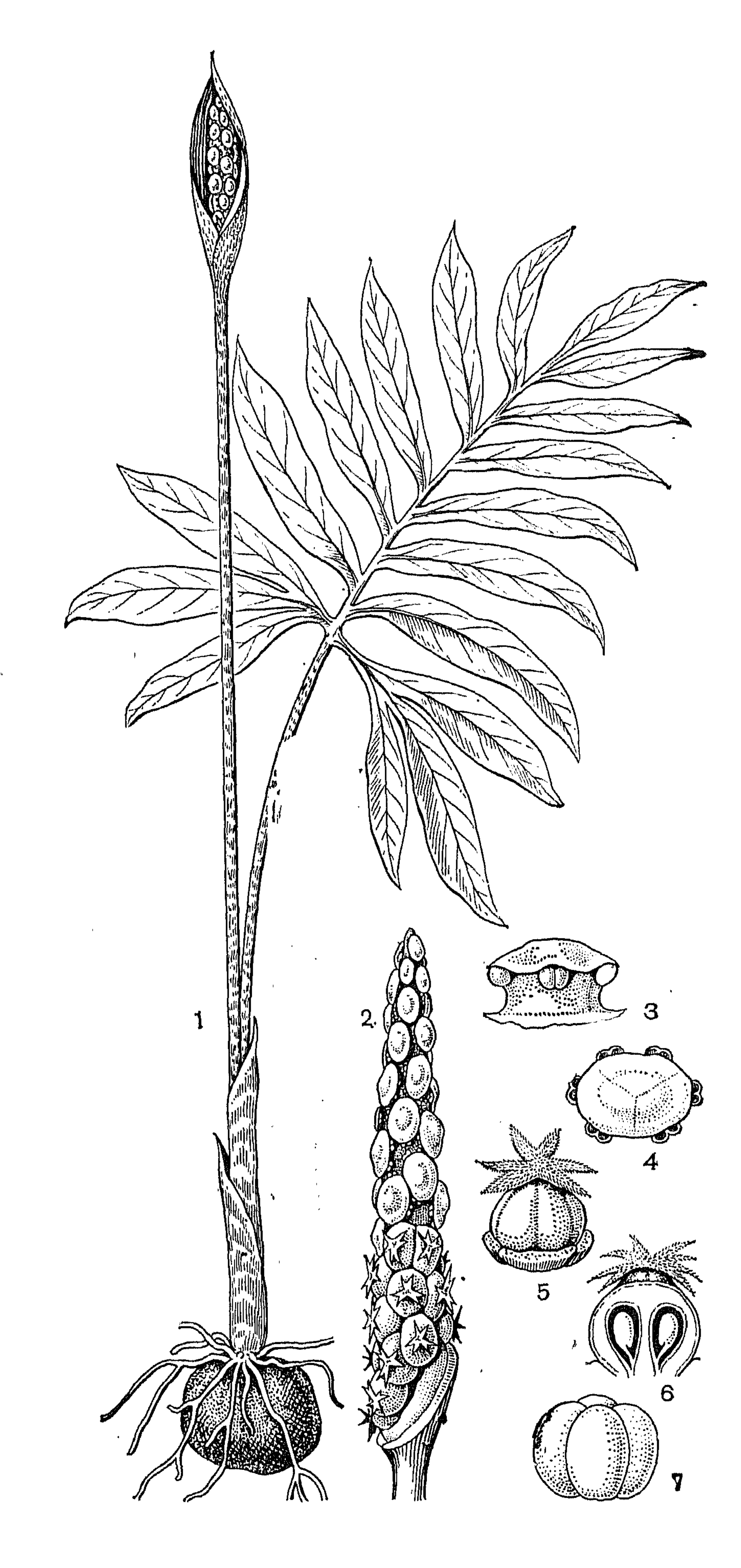


Рис. 275. Астеростигма Лушната (Asterostigma luschnathianum):

1 — общий вид; *2* — початок (покрывало срезано, внизу — женские, вверху — мужские цветки); *3* — мужской цветок (синандрий), вид сбоку; *4* — то же, поперечный разрез; *5* — гинецей (вид сбоку); *6* — то же, продольный разрез; *7* — плод.

К подсемейству аронниковых принадлежит ряд небольших, четко обособленных средиземноморских родов. Среди них — олиготипный род *аризарум* (Arisarum). Его представитель *аризарум обыкновенный* (A. vulgare) — травянистое растение с яйцевидными или цилиндрическими клубнями, нередко ветвящимися корневищами и стреловидно-яйцевидными листьями. Изогнутые соцветия несут в нижней части 3—6 женских цветков и непосредственно над ними около 40 рассеянно распределенных мужских цветков, каждый из которых состоит из 1 тычинки. Соцветия устроены по типу ловушки и привлекают насекомых отвратительным запахом, сразу после опыления исчезающим. Однако приспособления растения, заставляющие насекомых посетить нижнюю часть соцветия, где расположены женские цветки, существенно отличаются от того, что мы видели у аронников. Здесь уже нет ни скользких сосочков на внутренней поверхности покрывала, по которой опылители соскальзывали к основанию початка, ни стерильных цветков, препятствующих насекомым выйти из соцветия. Специфические приспособления в соцветиях аризарумов рассчитаны на оптический обман насекомого и заключаются в своеобразном распределении темных и светлых участков окраски покрывала, дезориентирующем находящихся в соцветии насекомых. К. Фэгри и Л. ван дер Пэйл (1966) не без основания называют такие соцветия оптическими ловушками.

Насекомые-опылители аризарума обыкновенного, привлеченные запахом, подлетают к растению, проникают в его соцветие и, пытаясь выйти, ползут на свет. Но самыми освещенными участками оказываются места в нижней части соцветия, наиболее удаленные от выхода. Обманутые световым эффектом, насекомые ползут вниз и, безуспешно пытаясь выйти из соцветия через светящиеся прозрачные полосы («окна») в нижней части покрывала, ползают по початку, опыляют цветки и уносят на поверхности тела новые порции пыльцы. После опыления

одногнездная завязь аризарумов, несущая несколько ортотропных семязачатков, развивается в ягодообразный нераскрывающийся плод, тонкий околоплодник которого придает ему сходство с коробочкой. На сравнительно крупных семенах развиваются большие мясистые строфиоли, играющие определенную роль в распространении семян животными. Такого же типа мясистые придатки развиты и у семян *амброзинии Басса* (Ambrosinia bassii) — единственного вида средиземноморского рода амброзиния, имеющего разорванный ареал (Корсика, Сардиния, Калабрия, Алжир). Это небольшое (высотой 5—10 см) растение с клубнем и 2—3 яйцевидными листьями, имеет совершенно необычно устроенное соцветие (рис. 276). Помимо того, что расположенные в 2 ряда мужские цветки размещены на отдельном выросте початка, единственный женский цветок изолирован от мужских перегородкой, образованной выростами початка, делящей полость внутри покрывала на две камеры. В одной из них расположен женский цветок, в другой — початок с мужскими цветками. Кроме того, растение страхуется от самоопыления и своеобразным положением соцветия. В процессе развития соцветие отклоняется от растения и, наконец, располагается на поверхности земли так, что сверху оказывается камера с женским цветком, внизу — с мужскими, причем их пыльники повернуты к земле. Проникновение пыльцы к женскому цветку (снизу вверх) исключается, даже если бы и рыльца, и тычинки функционировали одновременно. Такой тип строения и размещения соцветия полностью предотвращает самоопыление. Но в естественных условиях и в культуре амброзиния очень слабо плодоносит, а в отдельных районах вообще не дает плодов, хотя искусственное опыление, даже пыльцой из собственного соцветия, оказывалось эффективным. Все это позволило предположить, что амброзиния «потеряла» своих опылителей. Если это так, то случай с амброзинией еще раз подтверждает односторонность узкой специализации. Полное предотвращение самоопыления — прогрессивное приспособление, но при исчезновении опылителей оно обернулось у амброзинии невозможностью вообще сформировать плоды. В эволюционном плане редукция у амброзинии женского соцветия до одного цветка, размещение мужских цветков на другой оси, изолированность женской и мужской частей соцветия могут рассматриваться как ступень к формированию однополых соцветий и перехода к двудомности.

На чрезвычайно интересных во флористическом отношении Сейшельских островах географически обособлен от других аронниковых эндемичный монотипный род *протарум* (Pro-

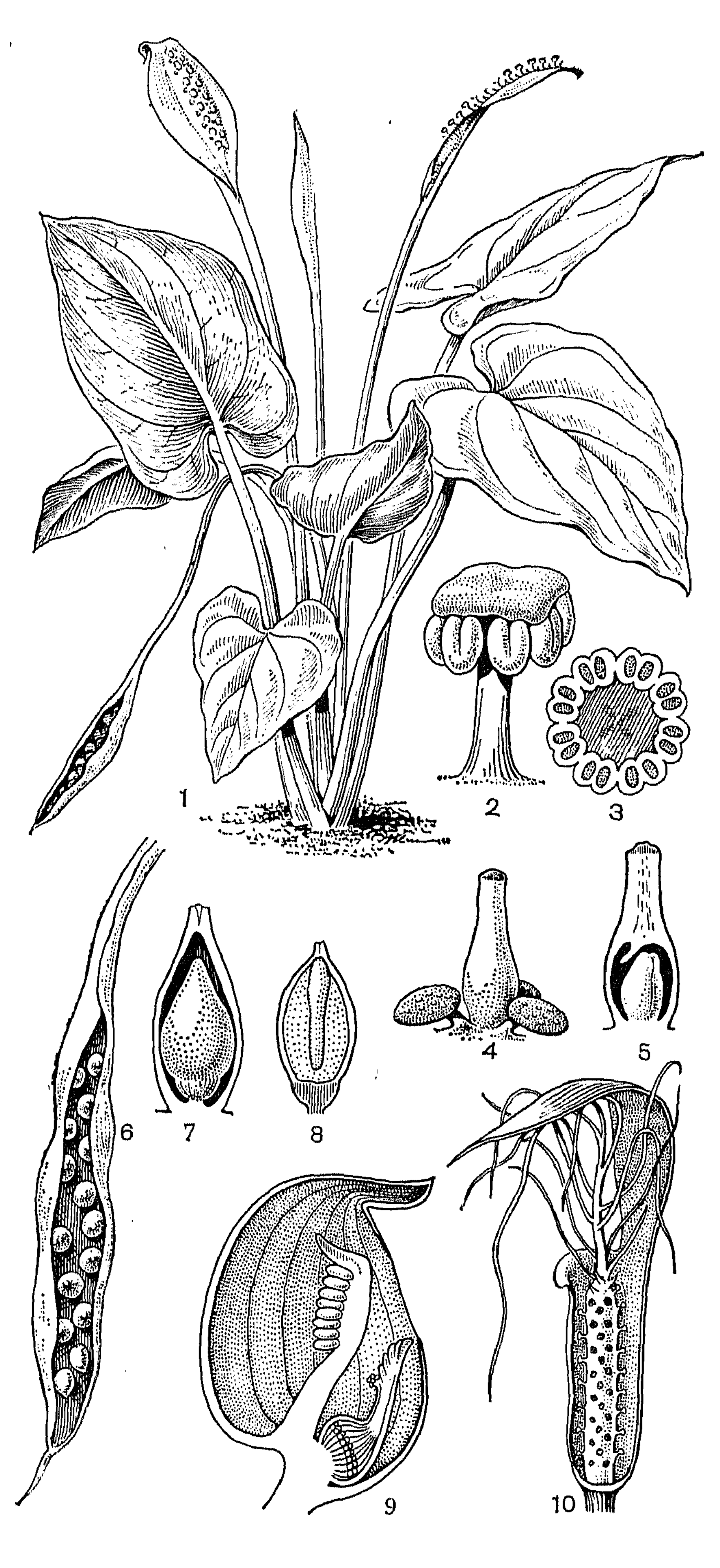


Рис. 276. Собственно аронниковые.

Спатикарпа стрелолистная (Spathicarpa sagittifolia): *1* — общий вид; *2* — мужской цветок; *3* — поперечный разрез синандрия; *4* — женский цветок; *5* — продольный разрез гинецея; *6* — покрывало с початком в стадии плодоношения; *7* — плод; *8* — продольный разрез семени. Амброзиния Басса (Ambrosinia bassii): *9* — соцветие, часть покрывала удалена. Аризема Смитинанда (Arisaema smitinandii): *10* — соцветие.

tarum). Его единственный вид *протарум сейшельский* (P. sechellarum) обитает на острове Маэ среди зарослей пальм. Это небольшое клубненосное растение с рассеченной пластинкой листа и однополыми голыми цветками; впечатление околоцветника в женских цветках создают стаминодии, похожие на части околоцветника. Тычинки соединены в синандрии. Придаток початка, пока еще не отделенный от мужских цветков, образуется слиянием оси соцветия со стерильными цветками.

Примерно половина всех видов подсемейства аронниковые принадлежит роду аризема (более 100 видов), распространенному преимущественно в тропической и субтропической зонах Старого Света, лишь 5—6 видов ариземы — аборигены Нового Света и обитают в атлантическом районе Северной Америки. Ариземы — декоративные травы, развивающие обычно 1—4 листа с 3—9-рассеченной пластинкой; стебель подземный, в виде клубня. Соцветия ариземы — оптические ловушки, в очертании похожие на изящный, расширяющийся кверху цветок (один из характернейших признаков рода), причем у многих видов початок или покрывало оканчивается хвостовидно оттянутым образованием, иногда почти нитевидным. Было отмечено, что хвостовидные окончания частей соцветия чаще всего встречаются у сапромиофильных растений. Это натолкнуло на мысль, что структура подобного рода играет определенную роль в процессе опыления. Л. ван дер Пэйл (1953), отметив склонность мух опускаться на свободно подвешенные предметы (вспомним эффект элементарнейшей ловушки для мух — подвешенные полоски липкой бумаги), предположил, что аналогично и хвостовидные окончания частей соцветия могут привлечь мух-опылителей; эти окончания к тому же являются еще и носителями запаха (осмофорами), однако выработка запаха у ариземы, в отличие от аронников, аморфофаллуса, сауроматума и других, не связана с взрывным увеличением интенсивности метаболизма. Запах соцветий аризем менее сильный и ощущается дольше. Чтобы привлечь на этот запах определенный тип насекомого-опылителя, орган запаха, как предполагает немецкий ученый С. Фогель (1954), должен быть выдвинут далеко за пределы соцветия, что и достигается хвостовидным вытягиванием окончаний початка или покрывала. У многих видов аризем женская и мужская части соцветия разобщены полностью и находятся на разных растениях и эта двудомность предотвращает самоопыление. Переход к двудомности осуществился у аронниковых в самой специализированной группе, но и у них двудомность еще не абсолютна и в зависимости от условий питания и развития растения возможен возврат к однодомности. Некоторые же растения имеют несколько форм, отличающихся по полу. Японский ботаник М. Хотта (1971) указывает, что японская *аризема Негиши* (A. negishii) может существовать в 3 формах: молодые и небольшие растения — мужские; крупные растения — женские и примерно промежуточные растения — обоеполые.

К двудомным растениям принадлежат также виды ариземы, естественно произрастающие в долинных смешанных и лиственных лесах советского Приморья: *аризема амурская* (A. amurense, рис. 277) и *аризема японская* (A. japonicum).

К двудомным растениям относится и *аризема единокровная* (A. consanguineum), распространенная в Китае, в провинции Юньнань. У этого вида в процессе жизни существенно меняется форма листа, и трудно представить, что тройчатый лист ювенильного растения и пальчаторассеченный на 15—19 частей лист взрослого экземпляра принадлежат одному и тому же растению. Его соцветие — типичная оптическая ловушка с нитевидно вытянутой верхушкой и вертикальными светлыми полосами в нижней половине покрывала.

Совершенно своеобразную группу гидрофитов образуют 2 близких палеотропических рода: *лагенандра* (Lagenandra) — эндемик Индийской флористической области, включающий 5—6 видов, произрастающих преимущественно в стоячих водах болот и по берегам рек, и род *криптокорина* (Cryptocoryne), распространенный в Индо-Малезийском подцарстве. Его представителей можно встретить в тропической зоне Азиатского континента, на острове Шри-Ланка, на островах Малайского архипелага и в Новой Гвинее. Этот род включает более 50 близких видов, преимущественно земноводных, но развивающихся как плавающие, погруженные и наземные растения. Криптокорины небольшие, цельнолистные, корневищные травы, нередко погруженные растения с яркими соцветиями, возвышающимися над поверхностью воды. Сейчас уже во всем мире виды криптокорины разводят как декоративные аквариумные растения. Преимущественно водный образ жизни способствовал развитию у криптокорины ряда специфических особенностей, одной из них является своеобразное строение их соцветий. Почти все покрывало соцветия преобразовано в длинную узкую трубку с несколько вздутой нижней частью, внутри которой находится короткий початок (1—3 см). Трубка водонепроницаема и ведет водновоздушный образ жизни: ее нижняя часть погружена в воду, верхняя — надводная. Благодаря такому положению початок защищен от намокания, хотя и находится ниже уровня воды. Открытый во время цвете-

ния верхний конец трубки позволяет насекомым проникать в соцветие и опылять его цветки. В нижней части початка расположены 6 женских цветков, образующих внешний круг из 6 сросшихся гинецеев, внутренний круг женских цветков преобразован в стерильные ароматические подушечки — осмофоры. Выше по початку после зоны стерильной оси расположены многочисленные мужские цветки (их может быть более 100), каждый из них состоит из 2 тычинок. Оканчивается початок коротким придатком. Нижняя часть трубки покрывала, в которой находится початок, отделена от остальной части клапаном. До цветения этот клапан и верхушка трубки плотно закрыты и открываются лишь непосредственно перед началом женской фазы цветения. Привлеченные цветом покрывала и запахом, исходящим от ароматических подушечек, насекомые проникают в соцветие, но обратно уже выйти не могут (клапан открывается только вовнутрь) и остаются пленниками соцветия. Если во время женской фазы цветения опыление цветков произошло, понижается упругость трубки и клапана, он подвядает и насекомые могут выбраться наружу. В противном случае им можно будет выйти на 2—3 дня позже. Мужская фаза цветения начинается на 3—4-й день. В это время раскрываются пыльники и слизистые скопления пыльцы приклеиваются к ползающим по трубке насекомым, они и переносят эту пыльцу на цветки других соцветий. Просмотр насекомых в гербарных образцах криптокорин позволил монографу рода чешскому исследователю Карелу Ратаи (1975) установить, что их соцветия посещают мелкие насекомые, преимущественно из отрядов двукрылых, перепончатокрылых и жуков (божьих коровок).

Развитие семян у криптокорин относится к тому своеобразному типу вивипарии, который мы уже рассматривали у тифонодорума (с. 483). Развитие зародыша в семени *криптокорины реснитчатой* (C. ciliata) исследовал немецкий морфолог Карл Гебель (1931). Почечка зародыша у этого вида, развиваясь внутри семенной кожуры, образует множество (30—40) зеленых листовых зачатков (рис. 278). Семядоля развивает гаусторию, внедряющуюся в эндосперм, и поставляет почечке необходимые для развития вещества. К моменту раскрывания коробочки и освобождения семян от плода в них уже полностью сформирован всход. Попавшее в воду семя очень непродолжительное время плывет по течению, но, как только от него отделяется семядоля, теряет плавучесть, опускается на дно и прорастает. Примерно через год развившееся из этого семени растение уже может образовать соцветие. В естественных условиях, однако, криптокорины исключительно

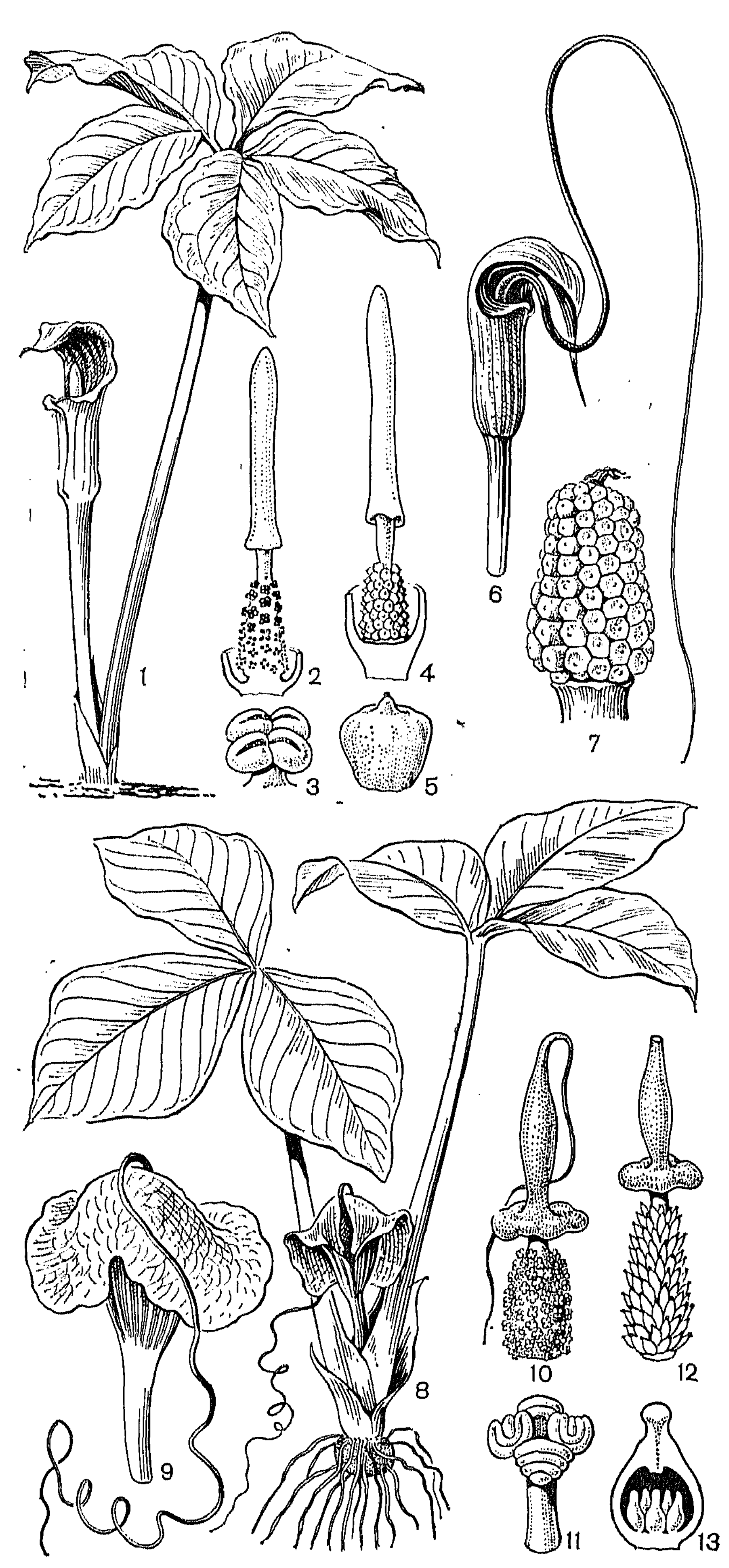


Рис. 277. Аризэмы.

Аризема амурская (Arisaema amurense): *1* — общий вид; *2* — соцветие мужского растения (покрывало удалено) с мужскими цветками; *3* — тычинка; *4* — соцветие женского растения (покрывало удалено) с женскими цветками; *5* — женский цветок — гинецей. Аризема Тунберга (A. thunbergii): *6* — соцветие с нитевидным придатком; *7* — соплодие. Аризема Гриффита (A. griffithii): *8* — общий вид; *9* — соцветие; *10* — соцветие мужского растения (покрывало удалено) с мужскими цветками в нижней части и фигурным придатком, оканчивающимся нитью; *11* — мужской цветок; *12* — соцветие женского растения (покрывало удалено) с женскими цветками в нижней части; *13* — продольный разрез женского цветка (гинецея).

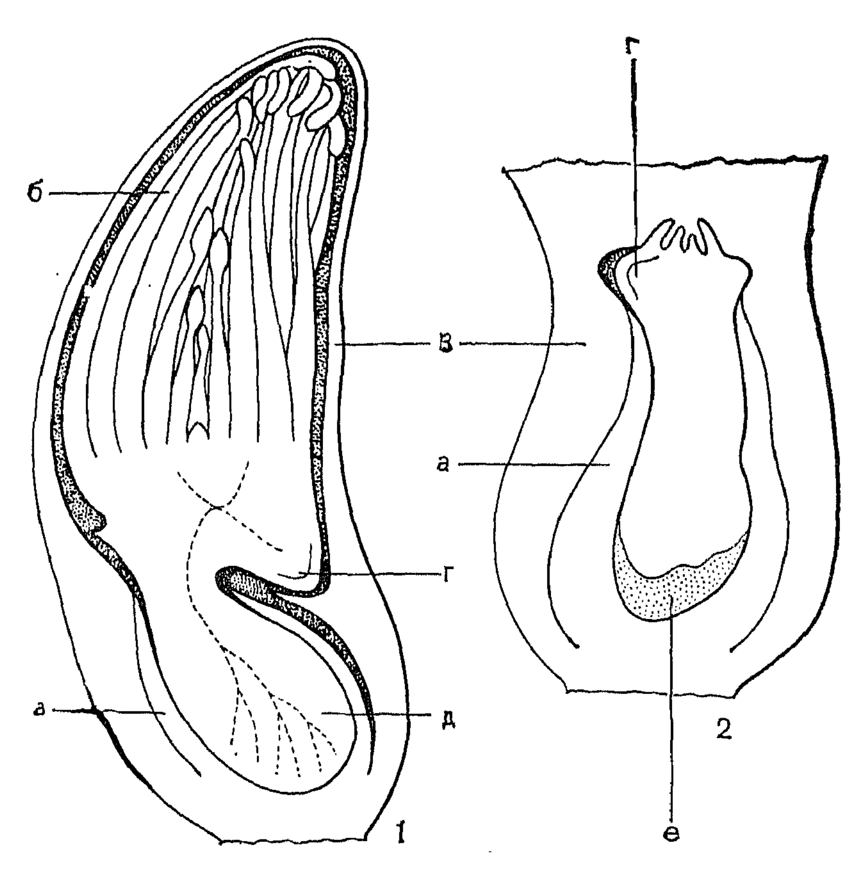


Рис. 278. Развитие зародыша внутри семени у криптокорины реснитчатой (Cryptocoryne ciliata):

1 — зародыш со множеством листовых зачатков; *2* — начальная стадия образования зачатков. *а* — внутренний интегумент, *б* — зачаток листа, *в* — наружный интегумент, *г* — корешок зародыша, *д* — семядоля, *е* — эндосперм.

редко размножаются семенами, более обычно у них вегетативное размножение корневыми отпрысками и корневищами. Криптокорины растут обычно в затененных местах по рекам и ручьям, протекающим под пологом дождевых лесов. Они адаптированы к недостатку света и при падении освещенности способны менять окраску листьев от ярко-зеленой, оливковой, коричневатой до интенсивно-красной. На хорошо освещенных отмелях рек, как указывает К. Ратаи, криптокорины развивают множество ярко-зеленых листьев, и преобладают в этих местах виды, предпочитающие наземный образ жизни (криптокорина реснитчатая, *криптокорина Вендта* — C. wendtii — рис. 279 — и др.). В небольших реках под густой тенью лесного полога обитает *криптокорина сердцевидная* (C. cordata), обычно развивающаяся как погруженное растение и в затененных глубоких местах образующая только красные немногочисленные листья.

В последнем, наиболее специализированном подсемействе *пистиевых* (Pistioideae) всего один вид — *пистия телорезовидная*, или *водный латук* (P. stratiotes). Это пантропическое плавающее растение с укороченным стеблем, несущим нежные серо-зеленые листья и множество перистых плавающих корней (рис. 279). Листья пистии лопатовидные с наибольшей шириной на конце и несколько суженные к основанию, имеют ряд специальных приспособлений для жизни в плавающем состоянии. Почти параллельные боковые жилки сверху вдавлены, отчего лист кажется гофрированным, но на нижней поверхности они выступают в виде ребер — мощных в основании листа и сходящих на нет к его концу. Такая конструкция придает устойчивость листу, а хорошо развитая воздухоносная ткань увеличивает его плавучесть. Короткие сероватые волоски защищают лист от намокания, выполняя роль водоотталкивающей ткани. Вода, попадая на такой лист, каплями скатывается, не смачивая поверхность листа. Среди скученных на стебле листьев едва заметны зеленоватые волосистые соцветия, обычно не превышающие в длину 2 см. Чуть больше сантиметра початок находится внутри покрывала, неполной перетяжкой отделяющего единственный женский цветок, завязь которого несет многочисленные семязачатки, от 2—8 мужских цветков со сросшимися в синандрии тычинками. Это специализированное соцветие по строению сходно с соцветием амброзинии Басса, но существенно отличается тем, что после раскрывания пыльников пыльца падает непосредственно на рыльце и происходит самоопыление. Несмотря на отсутствие или ограниченность перекрестного опыления пистия обильно плодоносит, развивает полноценные семена и успешно размножается семенным путем. Но значительно быстрее размножается она вегетативно, с помощью столонов, развивающихся в пазухах низовых листьев. На концах столонов возникают новые особи, в свою очередь образующие новые столоны, и так далее. Это небольшое декоративное растение в естественных условиях ведет себя крайне агрессивно и название «злостный сорняк» не полностью отражает степень вреда, причиняемого и природе и человеку этим безудержно размножающимся растением. За короткий промежуток времени пистия может покрыть полностью зеркало воды небольшого водоема и практически обрекает его на исчезновение. Покров из пистии значительно увеличивает расход воды из водоема, так как на ее транспирацию затрачивается несравненно больше воды, чем на испарение с открытой водной поверхности. Она изменяет газообмен в водоеме и подготавливает все условия для полного зарастания его и заболачивания. В отдельных районах десятки километров водной поверхности покрыты пистией, сотни гектаров заняты этим растением. Скопления пистии затрудняют судоходство, она сильно засоряет посевы риса и таро, нередко сводя на нет затраченный труд. Она создает подходящие условия для жизни москитов и способствует их размножению. Пистия может быстро распрост-

раняться на большие расстояния благодаря переносу птицами не только семян, но и вегетативных частей растения. В Африке она успешно расселяется течением рек, передвигаясь на большие расстояния вместе со скоплениями других растительных остатков. Сходным образом вегетативные части пистии переносят реки Индии и Южной Америки. Совсем недавно это настоящее тропическое растение стало осваивать водоемы Дании, быстро развившись в них в необычно жаркое лето 1976 г. Однако датский климат не лучший вариант для семенного размножения пистии. Как установили недавно голландские ученые, семена пистии прорастают после небольшого периода покоя (в несколько недель), но при температуре не ниже 20° С. При хорошей освещенности семена могут прорастать и в воде. Они сохраняют жизнеспособность при падении температуры до 4° С, а также при непродолжительном воздействии отрицательных температур (в пределах — 5° С). Но если даже семенное размножение пистии будет затруднено в водоемах Дании, то ведь это не единственный способ ее размножения. Способствовал расселению пистии и человек; ее разводили как лекарственное растение и в народной медицине использовали для лечения многих болезней. Пистию разводят как аквариумное декоративное растение. Ее можно также использовать на корм и для производства удобрений, однако пока еще не разработана технология, обеспечивающая экономическую выгоду этого производства.

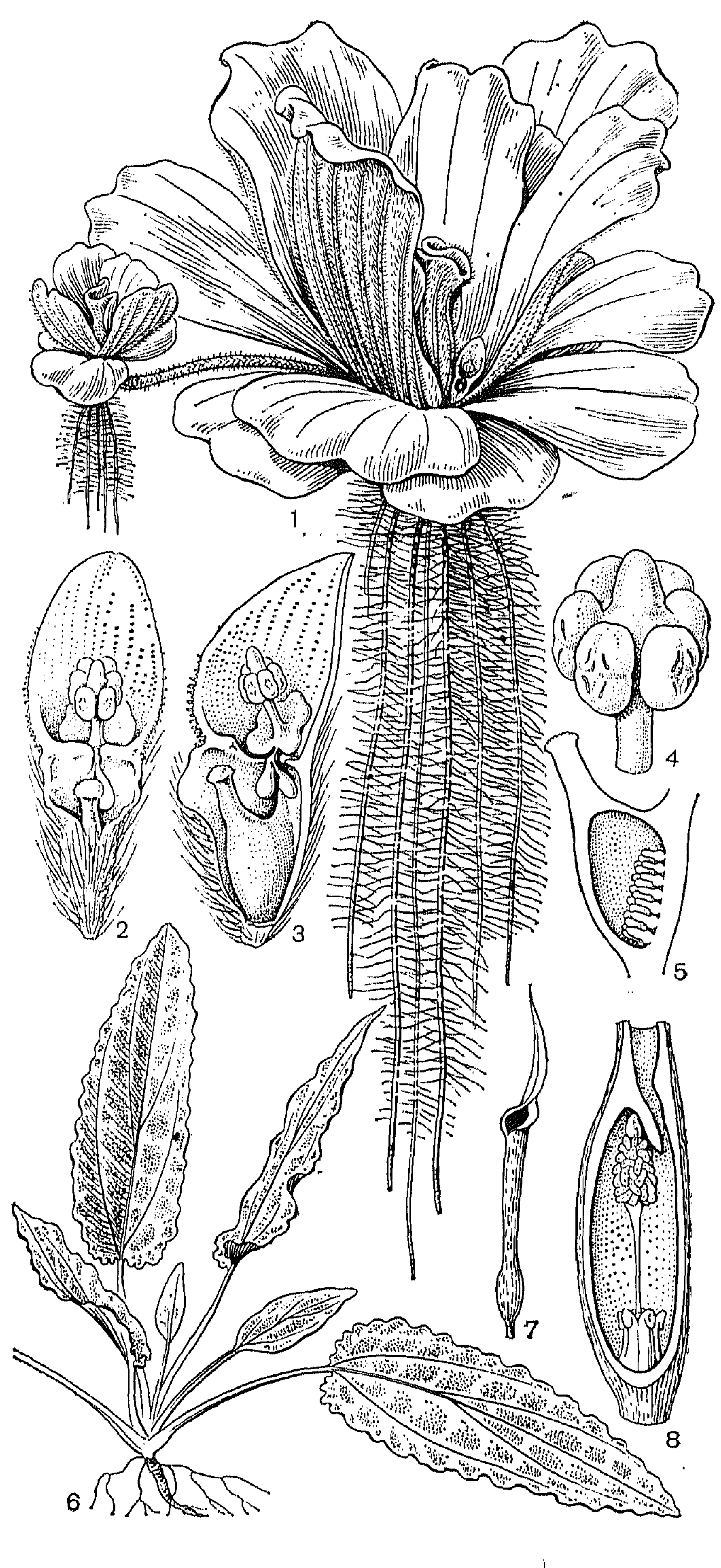


Рис. 279. Водные аронниковые.

Пистия телорезовидная, или водный латук (Pistia stratiotes): *1* — общий вид; *2* — соцветие (вид спереди); *3* — то же (вид сбоку), часть покрывала удалена; *4* — мужская часть соцветия; *5* — женская часть соцветия — продольный разрез через женский цветок (гинецей). Криптокорина Вендта (Cryptocoryne wendtii): *6* — общий вид; *7* — соцветие; *8* — нижняя часть соцветия (часть покрывала удалена), женские цветки отделены от расположенных вверху мужских цветков узкой стерильной осью соцветия.

СЕМЕЙСТВО РЯСКОВЫЕ (LEMNACEAE)

Это семейство включает 6 родов и около 30 видов, встречающихся на всех континентах. Наиболее широко они распространены в Северной и Южной Америке, в Европе, Южной Азии, Южной и Центральной Африке, на юге Австралии, преимущественно в окультуренных районах. Примерно половина видов обитает в тропиках и субтропиках, остальные — в умеренном поясе.

Представители семейства рясковых являются самыми маленькими в мире цветковыми растениями, величина которых редко превышает 1 см. В результате гидрофильной эволюции они достигли крайней степени редукции всех своих органов, поэтому и по простоте строения занимают первое место среди цветковых. Рясковые относят к числу ботанических курьезов или растений-загадок, до сих пор мало изученных в отношении их биологии и систематики. Не разработана также единая морфологическая терминология для обозначения всех органов рясковых.

Рясковые — водные, свободноплавающие, большей частью многолетние, травянистые растеньица; только *ряска тропическая*, или *равноденственная* (Lemna aequinoctialis), из тропической Африки считается однолетней. Вегетативное тело рясковых по виду напоминает плавающий лист или слоевище низших растений. Не удивительно поэтому, что до начала XVIII в. ряску относили к водорослям. Только в 1710 г. итальянский ботаник А. Валлиснери впервые обнаружил у ряски микроскопические цветки. В литературе тело рясковых называется по-разному: филлокладий, вайя, щиток, пластинка, фронд, листец и даже стебель или лист. Наиболее удачным представляется термин «листец», поскольку он лучше других соответствует внешнему облику растения, а также происхождению его тела, которое после работ А. Энглера (1889) большинством ботаников рассматривается как особая структура, не дифференцированная на листья и стебель («листоветвь»). Листецы рясковых одиночные, или же они соединены в небольшие группы по 2 или более либо в цепочки короткими или удлиненными ножками, образованными суженной частью листеца. Они представляют собой симметричную или асимметричную, большей частью зеленую пластинку, плоскую или уплощенную, реже сильно выпуклую с брюшной стороны. По форме листецы могут быть почковидными, округлыми, эллиптическими, ланцетными и линейными (у *ряски* — Lemna и *многокоренника*, или *спироделы*, — Spirodela) или шаровидными и овальными (у *вольфии* — Wolffia). Они состоят в основном из паренхимных клеток хлоренхимы, разделенных большими межклеточными полостями, заполненными воздухом или другим газом, что обеспечивает плавучесть растения. Часто присутствуют рафиды и друзы оксалата кальция, а также красные или коричневые (иногда те и другие сразу) пигментные клетки, окрашивающие весь листец (у вольфии и у цветущей ряски) или только его нижнюю часть (многокоренник) в коричневые или красно-фиолетовые цвета. Проводящая система у рясковых практически отсутствует, за исключением многокоренника, у которого в корнях имеются трахеиды. Корни отсутствуют или слабо развиты и не достигают грунта. Они простые, с корневым чехликом, в числе 1 или нескольких отходят от брюшной поверхности листеца. Проксимальная (ее иногда называют базальной) часть листеца ряски и многокоренника расщеплена двумя боковыми кармашками, которые называют также почечными, так как в них закладываются вегетативные почки, дающие начало дочерним листецам при вегетативном размножении. Иногда в одном из кармашков развивается соцветие, вначале окруженное покрывалом. У вольфии, *вольфиеллы* (Wolffiella), *вольфиопсиса* (Wolfiopsis) и *псевдовольфии* (Pseudowolffia) в этой части листеца имеется только один базальный кармашек, служащий исключительно для вегетативного размножения. Соцветие у них лишено покрывала, или иногда оно заключено первоначально в рудиментарное пленчатое покрывало; расположено соцветие в специальной цветковой ямке (или в двух ямках) на дорсальной поверхности листеца.

Соцветие рясковых сильно упрощено до 1—2, редко 3 (у многокоренника) мужских цветков и 1 женского. Большинство современных ученых склоняются к мнению, что у рясковых мы имеем дело с соцветием, представляющим собой сильно редуцированный початок ароидных, которые считаются предками рясковых. Эмбриологическими исследованиями индийского ботаника С. Махешвари (1954, 1956, 1958) установлено, что *многокоренник обыкновенный* (Spirodela polyrhiza) можно считать промежуточным звеном между ароидными и другими родами рясковых. Околоцветник у рясковых отсутствует. Мужские цветки состоят из 1, редко 2 тычинок. Пыльники 2-гнездные, раскрывающиеся поперечно, или одногнездные, вскрывающиеся вдоль верхушечной пигментной линии; прикреплены они к тонкой или веретеновидной тычиночной нити своим основанием. Оболочка пыльцевых зерен однопоровая, шиповатая. Женские цветки помещаются между мужскими. Гинецей у них псевдомономерный, с 1—4, реже 7 базальными семязачатками. Столбик короткий, с рыльцем в виде открытой чаши. Плоды рясковых мешочкообразные, ширококоовальные и слабокрылатые или шаровидные, иногда слегка продольно сплюснутые; они нераскрывающиеся или раскрывающиеся продольно, содержат от 1 до 6 семян. Семена крупные, с прямым зародышем, снабжены скудным эндоспермом или лишены его. Они овальные или почти шаровидные, могут быть продольно- или сетчато-ребристыми, сетчатыми или гладкими, с губчатым наружным слоем и с уплощенной крышечкой на микропилярном конце.

По своей природе рясковые являются неотеническими формами (А. Л. Тахтаджян, 1943, 1966), произошедшими от предков современного водоплавающего тропического рода пистия (Pistia) из семейства ароидных. Эволюцию тела рясковых внутри самого семейства подробно описывает И. Е. Иванова (1973). Она считает, что вначале проросток предполагаемого предка современных рясковых был равносемядольным, но с нерасходящимися семядолями и замкнутой между ними точкой роста побега, а также со стержневым корнем. Затем он постепенно становился неравносемядольным и приобрел

свойственную рясковым асимметрию. Стержневой корень при этом утратился, а вместо него, пробуравив нижнюю семядолю, возник пучок придаточных корней, смещенных к центру листеца и обеспечивающих ему устойчивое положение. Количество корней в дальнейшем уменьшилось до одного, или произошла их полная редукция. Появление двух боковых кармашков объясняется наложением друг на друга листовых пластинок, заключающих горизонтальный конус нарастания, который производит как новые листецы, так и репродуктивные органы. При этом дно кармашков образовано меристемой этого конуса, а их стенки — несросшимися здесь листовыми пластинками, которые в остальной части листеца срослись в его монолитное тело.

Семейство рясковые по строению листецов, положению соцветий и наличию или отсутствию покрывала при них разделяется на 2 подсемейства: наиболее примитивное собственно *рясковые* (Lemnoideae) и более подвинутое *вольфиевые* (Wolffioideae).

Подсемейство рясковые характеризуется наличием одного корня или пучка из нескольких корней, двумя боковыми кармашками на листеце, одиночным соцветием, заключенным в пленчатое покрывало и состоящим из двух мужских и одного женского цветка. Представители подсемейства вольфиевых не имеют корней, снабжены одним базальным кармашком и одной, реже двумя цветковыми ямками на дорсальной поверхности, расположенными вправо и влево от средней линии листеца; соцветие у них одно, реже их 2, каждое состоит из одного женского и одного мужского цветка и лишено пленчатого покрывала. В подсемействе рясковых 2 рода: ряска (Lemna, 9 или более почти космополитных видов) и многокоренник (Spirodela, 4 вида, широко распространенных в умеренном и тропическом поясах обоих полушарий). Собственно рясковые — наиболее крупные растения, хорошо заметные простым глазом. Они зеленые и напоминают маленький плавающий лист. Многокоренник всегда обитает на поверхности воды. Его плоские яйцевидные или обратнояйцевидные, иногда почковидные листецы несут чешуйки на обеих сторонах и снизу часто бывают красными или красновато-фиолетовыми благодаря присутствию пигментных клеток в эпидерме. Встречаются они поодиночке, группами из 2—5 или спирально закрученными цепочками из 8 листецов, соединенных отходящими от их нижней стороны короткими ножками, как это мы видим у многокоренника обыкновенного, известного на всех континентах и на многих крупных островах (рис. 280). Листецы многокоренника длиной 3—10 мм и шириной 1,2—8 мм, на нижней поверхности всегда несут пучок из 2—20 корней, длина которых зависит от глубины водоема и колеблется в пределах 1—10 см. У *многокоренника точечного* (S. punctata) иногда развивается только 1 корень. Корни у рясковых выполняют главным образом функцию якоря, предотвращая переворачивание растений. Переплетаясь между собой, корни образуют спутанную массу, облегчающую расселение и увеличивающую устойчивость колонии, что особенно важно при обитании в текучей воде. Питательные вещества из окружающей среды усваиваются всей (у погруженных видов) или только брюшной поверхностью листецов.

Большинство видов ряски также плавает на поверхности воды, но некоторые виды, как, например, *ряска тройчатая* (L. trisulca), встречающаяся в Северной Америке, Евразии, Африке и Австралии, являются погруженными растениями, т. е. она обитает под водой близ самой ее поверхности, всплывая лишь в период цветения. Листецы ряски также бывают одиночными, или они соединены в группы по 2—10 с помощью отходящих от края более или менее длинных ножек. Ряска тройчатая образует длинные, иногда ветвящиеся, спиралевидные цепочки из 3—22, а иногда и до 50 листецов. Попадая в глубь водоема, где мало света, такая цепочка, вращаясь, снова всплывает. Форма листецов рясок может быть округлой, эллиптической, продолговатой, обратнояйцевидной или ланцетной. Размеры их очень малы. Самые маленькие *ряска крошечная* (L. perpusilla) из восточной части Северной Америки и *ряска мелковатая* (L. minuscula) из Северной и Южной Америки имеют в длину 1—2,5 мм и в ширину соответственно 0,7—2 и 0,7—1,5 мм. Длина листеца самого крупного вида — ряски тройчатой — вместе с длинной ножкой составляет 5—20 мм, а ширина — 2,5—5 мм. Большей частью листецы рясок симметричные и плоские. Только *ряска горбатая* (L. gibba), растущая в Европе, Западной и Южной Азии, в Африке, Северной и Южной Америке, и *ряска двусемянная* (L. disperma) из Южной Австралии и Новой Зеландии с нижней стороны имеют хорошо заметную выпуклость, заполненную воздухоносными полостями, отчетливо видными на поперечном срезе (рис. 280).

В эпидерме у рясок, как и у многокоренника, имеются красные и коричневые пигментные клетки, паренхима содержит рафиды. У рясок развивается только 1 корень, который у ряски крошечной не превышает 3 см, а у ряски горбатой может достигать в длину 16 см. Ряска тройчатая иногда лишена корней. Соцветие в подсемействе рясковых вначале окружено рудиментарным пленчатым покрывалом, которое образует подобие мешочка (ряска тройчатая,

многокоренник обыкновенный), или чаще покрывало представляет собой открытое ложе с загнутыми вверх краями. В соцветии, как правило, развиваются 2 мужских цветка, но может быть 1 или 3. Величина тычинки немногим более 1 мм. Двугнездные пыльники прикреплены к уплощенным нитям и снабжены коническим заостренным связником. Вскрываются они почти поперечной щелью, расположенной на дне специальной бороздки; к этому времени перегородка между пыльниками исчезает и они становятся одногнездными. Женский цветок редко превышает в длину 1 мм. Завязь яйцевидная, одногнездная, с 1—6 семязачатками; столбик короткий и тонкий, рыльце расширено в форме неглубокой воронки или чаши с неровными краями. Цветение в семействе рясковых не укладывается ни в какие известные для цветковых растений ритмы, и наблюдалось оно настолько редко, что специально регистрировалось. Так, в Финляндии, например, с 1895 по 1947 г. отмечено 33 случая цветения рясок; в Польше с 1679 по 1959 г. цветение ряски зафиксировано только 2 раза. В Америке цветущий многокоренник за последние 200 лет наблюдали не более 20 раз. По сообщению А. Л. Тахтаджяна, в 1932 г. в Армении в озерах Лорийской нагорной равнины наблюдалось массовое цветение ряски. Для средней полосы России за период с 1814 по 1967 г. в печати появились сообщения лишь о 25 находках цветущих рясок. Однако о массовом цветении ряски тройчатой, ряски горбатой и единичном *ряски малой* (L. minor) в прудах города Новгорода в 1968 г. сообщает И. Е. Иванова (1970), а Г. А. Лукиной (1977) в бассейне реки Волги удалось наблюдать ежегодное цветение ряски с 1972 по 1975 г. Возможно, что цветение рясковых не всегда замечается ботаниками из-за микроскопических размеров цветков.

Цветут ряски в июне—августе, иногда в сентябре. К началу цветения более или менее длинные цепочки разрываются на более короткие, состоящие из 4—5 листецов у ряски горбатой и из 2—4 листецов у ряски тройчатой, у которой эти короткие цепочки всплывают на поверхность. Перед началом цветения в цепочке осуществляется также постепенное морфологическое преобразование листецов из вегетативных в специальные цветущие и происходит это следующим образом (рис. 280). У ряски тройчатой, например, исходный вегетативный листец утончается, бледнеет, его «верхушка» загибается вниз. Вначале он производит подобные себе заостренные листецы, которые отличаются лишь меньшими размерами и короткими ножками. Затем образуются еще более мелкие темные и плотные листецы с едва различимыми

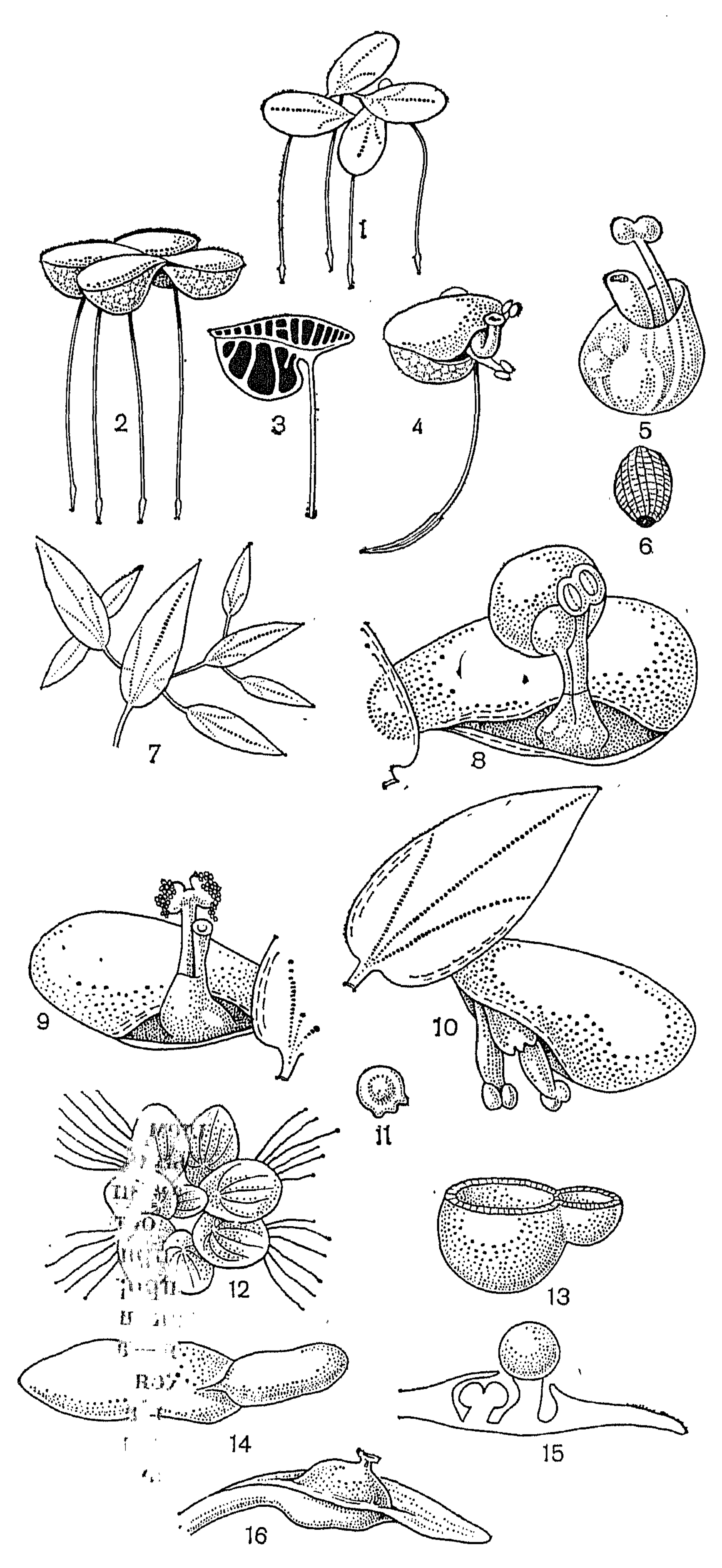


Рис. 280. Рясковые.

Ряска малая (Lemna minor): *1* — общий вид цепочки листецов. Ряска горбатая (L. gibba): *2* — общий вид цепочки листецов; *3* — продольный разрез листеца; *4* — цветущий листец; *5* — соцветие, окруженное покрывалом; *6* — плод. Ряска тройчатая (L. trisulca): *7* — общий вид цепочки листецов; *8* — цветущий листец с каплей на рыльце до созревания пыльцы мужского цветка; *9* — цветущий листец в период созревания пыльцы (происходит автогамия); *10* — окончание цветения, появление плода; *11* — плод. Многокоренник обыкновенный (Spirodela polyrhiza): *12* — спирально закрученная цепочка листецов. Вольфия бескорневая (Wolffia arrhyza): *13* — листецы. Вольфиелла языковидная (Wolffiella lingulata): *14* — дочерний листец, появляющийся из кармашка материнского; *15* — соцветие в цветковой ямке; *16* — плод на отмершем родительском листеце.

ножками. И наконец, в кармашках последних развиваются цветущие темно-зеленые листецы с закругленной «верхушкой», незаметными ножками и глубоко просвечивающим цветковым кармашком с одной стороны. У ряски горбатой цветущие листецы становятся оливково-пурпурными, так что островки их хорошо заметны на изумрудном фоне нецветущих особей.

К началу цветения листецы всегда располагаются на поверхности воды и имеют более развитые, чем у вегетативных, воздушные камеры. Каждый листец за свою жизнь производит только одно соцветие, которое у рясок развивается всегда лишь в одном из боковых кармашков, чаще всего в левых (перевернутая симметрия). Реже соцветие образуется в правых (зеркальная симметрия) кармашках цветущих листецов. У многокоренника соцветия могут закладываться в обоих кармашках сразу. С момента заложения цветущего листеца до окончания процесса цветения проходит около 20 дней.

Для всех рясковых характерна протогиния, т. е. вначале созревает рыльце женского цветка, затем тычинка одного из мужских цветков и после этого тычинка второго цветка. Процесс цветения у рясковых проследим на примере ряски тройчатой. Из кармашка цветущего листеца сначала появляется столбик, приподнимающийся над водой и изгибающийся так, что устье воронки рыльца обращается в сторону самого листеца. В устье рыльца появляется крупная водянистая капля, далеко выдвигающаяся над поверхностью листеца и служащая, по-видимому, для привлечения мелких насекомых. При прикосновении капля втягивается внутрь рыльца вместе с попавшей на нее пыльцой. Если опыления не произошло, то через несколько часов капля появляется вновь. Рыльце сохраняет жизнеспособность в течение суток, иногда меньше, или же немногим более двух суток. В этот период происходит перекрестное опыление. Затем рыльце отмирает, превращаясь в массу слизи. У одних растений рыльце остается жизнеспособным лишь до момента созревания пыльцы первого (расположенного ближе к «верхушке» листеца) мужского цветка. У других оно сохраняется до созревания второго, базального, мужского цветка, но тогда положение рыльца меняется — оно поворачивается устьем кверху, образуя под вскрывшимися пыльниками первого мужского цветка подобие плотно прижатой к тычиночной нити чаши, в которую легко попадает собственная пыльца и может произойти самоопыление (рис. 280). Тычинка второго мужского цветка выдвигается из кармашка цветущего листеца спустя 24 ч (у ряски горбатой через 11—12 ч) после появления первого. К моменту рассеивания ее пыльцы пыльники тычинки первого цветка закрываются, а сама тычинка опускается на воду и становится прозрачной. Рыльце в это время уже разрушено и пыльца второго цветка может опылять лишь соседние цветущие экземпляры в других цепочках ряски. Тычинка первого цветка функционирует около 60 ч, второго — около 90 ч. Вначале в зрелых пыльниках обнаруживается «энтомофильная» слабошиповатая ярко-желтая пыльца, которая выступает из пыльников в виде плотно сцепленных влажных комочков. Эти комочки отрываются и падают на поверхность сплавин, по которым часто снуют мелкие насекомые (водяные клещики, тли и др.). В пользу насекомоопыляемости у рясок говорит также окрашивание цветущих листецов в темно-зеленые, оливковые и пурпурные цвета, объединение их в сплавины, характерный поворот рыльца. Через 12—24 ч после вскрывания пыльников пыльца приобретает «анемофильный» облик — тускнеет, становится блеклой и легко сыпучей. В это время она переносится воздушными течениями на большие расстояния. Таким образом, вначале рясковые являются насекомоопыляемыми, а затем ветроопыляемыми растениями. Если перекрестного опыления не произошло, то у них имеет место самоопыление. После увядания рыльца и столбика становится хорошо заметным молодой плодик, находящийся внутри кармашка в виде красноватого вздутия. Плоды рясок чуть больше макового зернышка и хорошо видны невооруженным глазом (рис. 280). Они овальной формы, снабжены зелеными крыловидными выростами по бокам и ки[illegible] на нижней поверхности. Киль наряду с бол[illegible]ми межклетниками и тканями облегчает пла[illegible]ие плода, которое продолжается на поверхн[illegible]и воды всего один-двое суток. После этого [illegible] температуре воды не ниже 18° С семена [illegible]растают в новое растение. Плодоношение, к[illegible] цветение, наблюдается в течение июн[illegible]августа. Часть семян, особенно образовавших[illegible] в конце лета, не прорастает в холодной вод[illegible]водоемов и в сентябре—октябре погружается на дно, где перезимовывает, прорастая в ма[illegible] следующего года.

Плоды семейства рясковых переносятся на большие расстояния на лапках водоплавающих и болотных птиц. Они могут разноситься также и водой. Преобладает у рясковых, однако, расселение вегетативными особями, так как плоды образуются редко. Взрослые растения (и части сплавин) распространяются медленно текучими водами, лягушками и тритонами, к телу которых они прилипают, но преимущественно птицами. Многие дикие утки поедают ряску и многокоренник. В это время растения прили-

пают к их головам, шеям, вместе с грязью — и к лапкам. Они не погибают в течение 12, а иногда и до 22 ч, находясь на открытом воздухе, как, например, ряска малая в опыте Г. Ридли (1930). За это время утки могут улететь на расстояние более 300 км. В Китае, на полуострове Малакка и острове Суматра на рисовые поля, где ряска является сорняком, ее заносят домашние утки. Разносятся рясковые и питающейся ими ондатрой, реже — на ногах лошадей и крупного рогатого скота. По мнению Ридли, европейские ряска малая и ряска тройчатая на многие острова (такие, как Галапагосские, Куба, Ямайка, Пуэрто-Рико, Бермудские, Канарские и Фиджи) были занесены человеком.

Размножаются рясковые главным образом вегетативно с помощью почек, находящихся в почечных кармашках. Эти почки производят новые дочерние листецы по типу розеток все время в одном направлении; такой порядок можно сравнить с завитком. У многокоренника, у некоторых рясок (как и у подсемейства вольфиевых) образование дочерних растеньиц происходит поочередно то из одного, то из другого кармашка материнского листеца; у ряски тройчатой это происходит из двух кармашков сразу, поэтому спираль менее заметна. Вегетативное размножение продолжается с июня по август и осуществляется очень быстро. При этом рясковые удваивают массу своего тела за 1—6 суток, подобно водорослям и грибам, а удвоение количества листецов происходит за 2—3 суток. В течение своей жизни каждое растение производит значительное количество дочерних, которые некоторое время соединяются с материнским с помощью короткой гиалиновой или длинной зеленой ножки в группы или цепочки, затем отрываются и становятся самостоятельными особями.

Перезимовывают рясковые, а также переносят неблагоприятные для роста условия в виде семян (ряска горбатая, ряска крошечная) или обычных листецов, которые к этому времени утолщаются, становятся более округлыми, заполняются тяжелым крахмалом (ряска тройчатая) и оседают на дно. Многие виды, кроме того, производят особые покоящиеся почки, или турионы, которые более устойчивы к крайним условиям. Наиболее специализированы и известны турионы многокоренника обыкновенного. Они представляют собой округлые диски диаметром 2—3 мм, темно-зеленого или пурпурного цвета. Это видоизмененные листецы, но они меньше и толще обычных. Воздухоносные полости у них редуцированы или полностью отсутствуют, а клетки густо заполнены крахмалом, благодаря чему тяжелые турионы погружаются на дно и остаются там до весны без каких-либо изменений. У ряски горбатой и ряски малой турионы слабо отличаются от вегетативных. Они тонкие, более темные, лишены воздухоносных полостей, заполняются крахмалом и из поверхностно плавающих становятся полупогруженными, что позволяет им избежать вмерзания в лед. Турионы, или покоящиеся почки, иногда называют зимующими почками, что не совсем удачно, так как они могут образоваться не только в конце, но и в начале лета, а также в жарких странах, где не бывает зимы. Они появляются как при низких (ниже +10 °C), так и при высоких (+25 °C) температурах воды. Весной или при благоприятных температурных условиях и достаточном освещении турионы всплывают на поверхность и из них вырастает новое растение.

Подсемейство вольфиевые включает 4 рода: *вольфия* (Wolffia, 7 видов, широко распространенных в умеренном и тропическом поясах обоих полушарий), *вольфиелла* (Wolffiella, 5—8 видов в тепло-умеренных, субтропических и тропических областях Америки, 1 вид в Южной Африке), *псевдовольфия* (Pseudowolffia, 3 вида в Северной и Центральной Африке) и *вольфиопсис* (Wolffiopsis, 1 вид в тропиках Америки и Африки).

Все вольфиевые лишены корней. Часть из них (вольфиелла, псевдовольфия и вольфиопсис) имеет плоский и тонкий листец длиной 2—9 мм и шириной 0,4—5 мм, линейной, продолговатой, широкоэллиптической или дисковидной формы (рис. 280). Эти растения плавают на поверхности воды или близ нее. Виды вольфии, в отличие от остальных, обладают объемным и толстым, иногда уплощенным на дорсальной стороне (рис. 280) листецом шаровидной, овальной или яйцевидной формы; они всегда плавают на поверхности воды. Вольфия — самое маленькое цветковое растение в мире, редко превышающее 1 мм в длину и ширину. В наших широтах обитает *вольфия бескорневая* (Wolffia arrhiza). Простым глазом это крошечное растение трудно рассмотреть; но колонии его хорошо заметны и напоминают пятна кофе на воде благодаря коричневому пигменту, содержащемуся в клетках эпидермы. Присутствие этого пигмента характерно для всех вольфиевых, друзы же у них не образуются.

Размеры и форма листецов вольфиевых в значительной степени зависят от времени года. В Калифорнии, например, по наблюдению Г. Мейсона (1938), листецы *вольфиеллы языковидной* (Wolffiella lingulata) имеют максимальные размеры и наибольшее разнообразие форм в зимние месяцы. Ножки у них в это время довольно длинные, и часто дочерние листецы, прикрепленные к родительскому, образуют крупные колонии, в составе которых Мейсон в январе насчитал до 20 узких и длинных

листецов. Летом колонии образуются редко и состоят не более чем из 5 широких и коротких листецов, соединенных короткими ножками. Проводящая система вольфиевых еще более редуцирована по сравнению с рясковыми и сведена в листеце до стеблевого узла и двух элементов типа междоузлия. Зачатки проводящей системы иногда наблюдаются в тычинках.

В отличие от собственно рясковых на дорсальной поверхности листеца вольфиевых имеется всего 1 базальный кармашек в виде щелевидного или конусовидного углубления (рис. 280). Этот кармашек служит для вегетативного размножения, так как в нем закладываются почки, дающие начало только новым листецам. Вход в кармашек обращен к дистальному, обычно приближенному к воде или погруженному концу листеца, что облегчает молодым растениям попадание в воду. У вольфиевых, так же, как и у рясковых, преобладает вегетативное размножение. Цветущие растения встречаются довольно редко, и долгое время ученые считали, что вольфиевые полностью потеряли способность цвести. Лишь в 1935 г. М. Джиарделли обнаружил в Аргентине цветки *вольфиеллы продолговатой* (Wolffiella oblonga), а в 1937 г. Г. Мейсон нашел в Калифорнии цветущие экземпляры вольфиеллы языковидной, которая цвела с июня до конца августа. Подобно остальным рясковым, цветущие листецы вольфиевых всплывают на поверхность воды. Они также меньше по размерам, чем вегетативные, и в некоторых случаях (как, например, у вольфиеллы) расширяются на дистальном конце, что приспосабливает листец к образованию дорсальной цветковой ямки. На каждом цветущем листеце находится 1 соцветие, только у вольфиопсиса 2 соцветия в двух цветковых ямках. Соцветие вольфиевых лишено покрывала и состоит из 1 женского и 1 мужского цветка. Мужские цветки имеют в длину около 0,8 мм. Пыльники у них одногнездные, раскрываются вдоль верхушечной пигментной линии. Женские цветки не превышают в длину 0,5 мм. В их завязи содержится всего 1 семязачаток; столбик короткий и толстый, переходящий в воронковидное рыльце. В соцветии первым развивается женский цветок. Когда созревает рыльце, на нем появляется такая же капля жидкости, как и у ряски и многокоренника; она отсутствует только у видов вольфии. В остальном процесс цветения у вольфиевых происходит так же, как у рясковых. Плод созревает, оставаясь на листеце. Его размеры составляют около 0,5 мм в длину и 0,3 мм в ширину. Вскоре после созревания семя прорастает через щель в крышечке в молодое растеньице, которое высовывается вначале своим дистальным концом и через некоторое время отрывается, становясь свободно плавающим растением. Материнский листец после созревания и прорастания плода погибает.

Разносятся вольфиевые, как и рясковые, в виде листецов, реже плодов водоплавающими птицами, преимущественно утками, а также лягушками и жабами. Иногда крошечные шарообразные или зернообразные листецы вольфии переносятся ветром. Неблагоприятные условия, в том числе и зимние холода, вольфиевые переносят с помощью погружающихся на дно турионов, которые сходны, как, например, у вольфии, по форме и размерам с обычными листецами, но более тяжелые из-за заполняющего их крахмала.

Семейство рясковые представляет собой не только морфологически, но и экологически изолированную группу. Они являются гидрофитами, свободно плавающими на поверхности или же у самой поверхности воды, так что очень маленькая часть листеца выставляется над водой, или же они полностью погружены, всплывая на поверхность лишь во время цветения. Их можно встретить повсюду в лужах, мелких прудах, канавах, запрудах и других хорошо прогреваемых водоемах с пресной стоячей или медленно текучей, богатой органическими веществами водой. Часто рясковые образуют большие скопления (сплавины), сплошь покрывающие поверхность стоячих неглубоких водоемов. Ряска, многокоренник и вольфиелла встречаются вместе с рогозом (Typha), камышом (Scirpus), роголистником (Ceratophyllum), урутью (Myriophyllum) и другими водными растениями. Рост рясковых в течение некоторого времени может продолжаться и вне воды на влажной грязи.

Рясковые служат кормом для диких и домашних уток, а также других водоплавающих и болотных птиц, для рыб, особенно карпа, и ондатры. В сельском хозяйстве их используют в свежем и сушеном виде как ценный белковый корм для свиней и домашней птицы. С недавнего времени рясковые разводят в культуре из-за высокого содержания протеина (до 45% от сухой массы; 45% составляют углеводы, 5% — жиры и остальное — клетчатка), неприхотливости к условиям выращивания и из-за большой продуктивности биомассы. Так, в культуре вольфия бескорневая на площади среды в 1 га образует до 320 кг воздушно-сухой массы. Применяются рясковые и для очистки воды, так как извлекают из нее и запасают в своих листецах азот, фосфор и калий, а также поглощают углекислый газ и обогащают воду кислородом. Особенно перспективна их культура в районах с круглогодичным вегетативным периодом. Употребляются рясковые, по сообщению Э. Ландольта (1980), в пищу и че-

ловеком. В Мексике, например, ряску горбатую продают на пищевых рынках. В Таиланде, Бирме и Лаосе *вольфию шаровидную* (Wolffia globosa) местные жители используют как овощ или приправу под названием «khai-nam» («водные яйца»). Рясковые были важным пищевым продуктом в Гватемале для древних майя, называвших их «Xima ha» («водный маис»). В Португалии, США, Африке и Азии некоторые виды ряски являются сорняками рисовых полей, а вольфия бескорневая в Южной Африке и на Мадагаскаре относится к числу опасных сорняков. Для борьбы с ними применяют как химические, так и механические (например, удаление граблями) способы борьбы. Рясковые можно использовать как органические удобрения.

За последние 50 лет рясковые рассматривают как чрезвычайно ценный экспериментальный объект для морфогенетических, физиологических и биохимических исследований благодаря неприхотливости к среде, малым размерам, быстрому росту, относительной простоте строения и преобладанию вегетативного размножения, что позволяет использовать всего один генетически однородный клон на протяжении всего эксперимента. Кроме того, контрольные условия температуры, света и питания рясковым легче обеспечить, чем другим цветковым растениям.

СПИСОК ОРИГИНАЛЬНЫХ ИЛЛЮСТРАЦИЙ

Авторы оригинальных фотографий

Л. В. Аверьянов. Табл. 1 (1,2), 6(1,6), 7(1,6,7), 8(3), 10(1,7), 13(1,2), 16(1,2,3), 17(3), 20(2,4,5), 21(1), 24(1), 25(2), 26(1,2), 27(1,2,3,4,5), 28(5), 29(1,2,3), 30(1,2,3), 31(1), 33(1,2,4), 34(3), 36(1,2), 37(1), 38(1,2,3), 39(3), 42(4), 43(1,4), 44(1,2), 46(2,4), 47(1,2,3,4,5), 51(5,6), 52(2,3), 57(3), 61(1,2,3,4,5), 62(1,2,3,4,5), 64(2,3,4).

М. Д. Андреева. Табл. 28(4), 34(2).

З. Т. Артюшенко. Табл. 17(1,4,5,6,7).

А. Н. Бобрович. Табл. 3(1,2), 8(1,2), 9(2,3,6), 10(4,5,6), 24(2).

А. Борхиди (A. Borhidi). Венгрия. Табл. 42(3), 53(1,2).

Н. Е. Вавршп. Табл. 7(2), 25(1,3), 26(3).

С. Г. Жилин. Табл. 6(4), 18(6,7), 45(1), 58(3), 59(1,2,3).

М. Б. Журманов. Табл. 3(4,5), 20(3), 24(3), 37(2), 46(3), 52(1), 54(1), 55(6), 57(4), 64(1).

Б. В. Заверуха. Табл. 3(3), 29(4), 31(4), 56(1,2), 57(2,6), 58(1).

М. В. Захарян. Табл. 7(3), 9(5).

Н. Н. Имханицкая. Табл. 42(1), 55(3), 57(1,5).

В. П. Косенко. Рис. 22,23.

Ю. А. Лукс. Табл. 3(6), 7(4,5), 9(4,7), 10(3), 18(4), 20(7), 21(2,4), 28(3), 31(2,3), 32(1,3,4), 51(1,3,4).

Ю. А. Лукс и **В. Ю. Паркявичюте.** Табл. 20(6), 21(3).

В. А. Манакян. Табл. 17(2).

С. С. Морщихина. Табл. 46(1).

В. Ю. Паркявичюте. Табл. 16(4), 20(1), 24(4,5), 25(4), 45(2,3), 51(2).

Г. Н. Огуреева. Табл. 58(2,4).

Л. И. Свешникова. Табл. 10(2).

З. М. Силина. Табл. 8(4,5,6).

Б. И. Смелов. Табл. 18(2).

Б. Стоун (B. C. Stone). Малайзия. Табл. 59(4,5,6).

А. Л. Тахтаджян. Табл. 18(1,8), 34(1), 58(5).

Б. А. Тимофеев. Табл. 8(7), 30(4).

В. П. Тихомиров. Табл. 6(5), 33(3), 34(4), 35(1,2), 36(3), 37(3), 38(4), 39(1,2).

П. Б. Томлинсон (P. B. Tomlinson). США. Табл. 42(2), 52(4,5), 53(3,4), 54(2,3,4,5), 55(1,2,4,5), 56(3,4,5).

В. И. Трифонова. Табл. 18(3).

Р. А. Удалова. Табл. 18(5).

Д. Филкокс (D. Philcox). США. Табл. 1(3).

С. С. Харкевич. Табл. 6(2), 28(1,2).

П. И. Швец. Табл. 6(3), 9(1), 32(2), 43(2,3).

Авторы оригинальных рисунков

П. А. Жиличкин. Рис. 1(1—6, 8—11), 2(6,7), 3(1—3, 5,6,8), 4, 5(5—10), 6(1,4,5), 8(1,3,6), 9(1,2), 11, 12(1—4,7,9), 13(1,2,3,5,6,9), 14(1—3, 6—10), 15(1,2), 16(1,2), 17(1,2,5), 19, 20(1,8), 24(1—6), 26(5—10), 27, 28(1), 30(1—6), 31(1—11), 32(1—4), 33, 35, 36(1—5), 37(1,2), 38(1—4), 39(1—3,5—7,10—12), 40(1,7—12), 41(1—7), 42, 43(1—3, 6—10), 44(4—7), 45(1—8,13,16—19), 47, 48, 49(1—6,9), 50(1—4), 56(1—6), 57(1—12), 58(1), 59(1), 63, 64, 66, 67(1—5, 9,10), 68, 71(1—5,7,9,10), 72(3,4,8), 73(1—5), 74, 75(1,4—11), 76(4,7—10,12), 78(1,6,8—11), 81(1—5), 82, 83(1—4,9—11), 84, 85(1—4,6—9,11,12), 86(4—8,10,11), 87(1—3), 88(1—6,8—12), 89, 90(2—7), 92(2—8,11,12), 93(1), 94(1,2,4—7), 95, 96, 97, 98, 99(1—3), 101(2—5), 102(5,6,8—10), 107, 108(1—3, 5,7,9), 109(1—4,6—11), 110(7—11), 111(1,2,5,6), 113, 114(1—7), 115(1,5,6), 116, 118, 119(1,2,5—7), 120, 121(2—4,6—9), 124, 126, 127, 128(1—3,5), 130(1), 131, 136, 137, 139, 141(5,7,8,9,10,12,13), 142(1), 146,

147, 148, 150(*1—3,8*), 154(*1,2*), 155(*1*), 158(*1—6,8—11*), 159(*1—9*), 160, 161(*1,3,6,7*), 162(*1—9*), 163, 164(*2,5—7,10,11*), 165, 166(*1—9*), 167, 168(*2,3*), 169(*1—4,7—10*), 170(*1—5*), 171(*1,6—8*), 172, 174, 175, 176(*1—3,5*), 177(*1,2*), 178(*1*), 179(*1—4,9*), 180(*1*), 182(*1,2*), 184(*12,15*), 185(*1,5—7,10,12—16*), 187, 188 (*1,2,7*), 190, 193(*1,2*), 194(*1,2,4*), 195(*1,4,8,9*), 196 (*1—3,6,7,10*), 197(*3,7*), 200(*5,6*), 201(*1,2,5,7,11,14,15*), 202(*1,7,8*), 204(*5,6*), 208(*2,4,5*), 210(*2—7*), 211, 212(*1—4,6,7,10*), 213(*1—7*), 214(*1—4,6—8*), 215, 217 (*3,6,7*), 218, 226(*1,2*), 228(*2,3*), 235(*1—3*), 241(*1—4,7—11*), 249(*1*), 251(*1—4,6,7*), 260(*1—3*), 263(*1—6*), 264(*1—8*), 265, 268, 274(*1,2,6—10*), 277(*1—5*), 279 (*1—5*).

Е. Н. Немирович-Данченко и **П. А. Жиличкин.** Рис. 55.

В. С. Юдин. Табл. 2, 4, 5, 11, 12, 14, 15, 19, 23, 40, 41, 48, 49, 50, 60, 63.

Авторы карт

В. Н. Гладкова и **О. А. Связева.** Карта 8.
И. В. Грушвицкий и **О. А. Связева.** Карта 15.
Н. Н. Имханицкая и **О. А. Связева.** Карты 13, 14.
О. А. Связева. Карты 3, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12.
О. А. Связева и **З. Т. Артюшенко.** Карта 2.
О. А. Связева и **Л. Н. Иванина.** Карта 4.
О. А. Связева и **Е. В. Мордак.** Карта 1.

На суперобложке использованы фотографии

Л. В. Аверьянова, А. Н. Бобровича, Ю. А. Лукса и **В. Ю. Наркявичюте, В. П. Тихомирова.**

Ответственная за иллюстрации тома **Н. Т. Скворцова.**

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

А

Б

В

Г

Д

Л

Н

О

П

Р

С

Т

У

Ф

Х

Ц

Ч

Ш

Щ

Э

Ю

Я

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

A

B

C

D

F

G

H

I

J

K

L

M

N

O

P

R

S

X

Y

Z

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ СЕМЕЙСТВ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Л

М

Н

О

П

Р

С

Т

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ СЕМЕЙСТВ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

A

B

C

D

E

F

U

V

W

X

Z

ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ

В ШЕСТИ ТОМАХ

ТОМ
6

Редакторы
М. В. КУЛИКОВА
Т. Н. КРЮКОВА
Н. В. КОРОЛЕВА

Редактор карт
М. Д. КИСЕЛЕВА

Оформление художника
И. С. НОВОХАЦКОЙ

Цветные иллюстрации
В. С. ЮДИНА

Художественный редактор
В. Г. ЕЖКОВ

Технический редактор
Н. А. БИРКИНА

Корректоры
Е. А. БЛИНОВА
Г. Л. НЕСТЕРОВА

Составитель указателей
Т. В. ВЕЛЬГОРСКАЯ

Ответственная за выпуск
Н. Н. ФЕДОРОВА

ИБ № 5981

Сдано в набор 17.03.82. Подписано к печати 17. 06. 82. 84×108$^{1}/_{16}$. Бумага тип. № 1. Гарнитура обыкн. нов. Печать высокая. Усл. печ. л. 57,12 + 0,42 форз. + 6,72 вкл. Усл. кр.-оттисков 87,78. Уч.-изд. л. 67,08 + 0,8 форз. + 7,09 вкл. Тираж 300 000 экз. Заказ № 127. Цена 4 руб. 90 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Просвещение» Государственного комитета РСФСР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. Москва, 3-й проезд Марьиной рощи, 41.

Ордена Трудового Красного Знамени Московская типография № 2 Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. Москва, 129085, пр. Мира, 105.

Жизнь растений: В 6-ти т. /Гл. ред. А. Л. Тахтаджян.
Ж71 Т. 6. Цветковые растения/ Под ред. А. Л. Тахтаджяна. — М.: Просвещение, 1982. — 543 с., ил., 34 л. ил.

Шестой том, завершающий издание, посвящен цветковым растениям, относящимся к классу однодольных. К однодольным принадлежат такие жизненно важные для человека растения, как злаки и пальмы, и такие широко известные декоративные растения, как орхидеи, лилейные, бромелиевые и многие другие. Этот класс, подразделяющийся на 3 подкласса, содержит 76 семейств, около 3000 родов и не менее 60 000 видов. Книга богато иллюстрирована оригинальными штриховыми рисунками, картами, фотографиями и цветными таблицами.

Ж $\frac{4306021000 - 753}{103(03)\text{-}82}$ подписное

ББК 28.5
58



1



2

3

Таблица 1. Апоногетоновые и лимнохарисовые:

1 — апоногетон жестколистный (Aponogeton rigidifolius), оранжереи Ленинградского государственного университета; *2* — лимнохарис желтый (Limnocharis flava), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *3* — гидроклейс кувшинковидный (Hydrocleys nymphoides), Африка, Гайана.



Таблица 2. **Мелантиевые.**

Глориоза великолепная (Gloriosa superba), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде: *1* — часть растения с цветком; *2* — плод.
Трицыртис крупноногий (Tricyrtis macropoda), там же: *3* — часть растения.
Сандерсония оранжевая (Sandersonia aurantiaca): *4* — часть растения.



Таблица 3. Мелантиевые и калохортовые:

1 — мерендера Эйхлера (Merendera eichleri), Ботанический институт АН СССР в Ленинграде; *2* — мерендера отпрысковая (M. sobolifera), там же; *3* — чемерица белая (Veratrum album), Ивано-Франковская область, Карпатский заповедник, хребет Чорногора; *4* — безвременник великолепный (Colchicum speciosum), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *5* — калохортус булавовидный (Calochortus clavatus), Ботанический институт АН СССР в Ленинграде; *6* — калохортус одноцветковый (C. uniflorus), Крым, Никитский ботанический сад.



Таблица 4. **Лилейные.**

Ледебурия общественная (Ledebouria socialis): ***1*** **— общий вид растения;** ***2*** **— цветок.**
Лилия Генри (Lilium henryi): ***3*** **— фрагмент соцветия.**



Таблица 5. Лилейные.

Нотолирион крупнолистный (Notholirion macrophyllum): *1* — соцветие.
Номохарис Фаррера (Nomocharis farreri): *2* — соцветие; *3* — тычинка; *4* — наружный сегмент; *5* — внутренний сегмент (оба с внутренней стороны).



Таблица 6. **Лилии и рябчики:**

1 — лилия красивая (Lilium speciosum), оранжерея Ботанического института в Ленинграде; *2* — лилия двурядная (L. distichum), Дальний Восток; *3* — лилия Кессельринга (L. kesselringianum), хребет Кацихра, Абхазия; *4* — лилия однобратственная (L. monadelphum), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *5* — рябчик камчатский (Fritillaria camschatcensis); *6* — рябчик Северцова (F. sewerzowii), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде.



Таблица 7. **Рябчики и тюльпаны:**

1 — рябчик императорский (Fritillaria imperialis), ботанический сад Ленинградского государственного университета; *2* — рябчик шахматный (F. meleagris), Закарпатье; *3* — рябчик кавказский (F. caucasica), г. Араилер, Армения; *4* — тюльпан Шренка (Tulipa schrenkii), Крым; *5* — тюльпан двухцветковый (T. biflora), Крым; *6* — тюльпан Эйхлера (T. eichleri), Азербайджан; *7* — тюльпан Биберштейна (T. biebersteiniana), Воронежская область.



Таблица 8. **Лилейные:**

1 — кандык сибирский (Erythronium sibiricum), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — кандык кавказский (E. caucasicum), там же; *3* — кандык европейский (E. dens-canis), там же; *4* — тюльпан моголтавский (Tulipa mogoltavica); *5* — тюльпан Грейга (T. greigii); *6* — тюльпан Фостера (T. fosteriana), Узбекистан; *7* — гусиный лук желтый (Gagea lutea), Ленинградская область.



Таблица 9. **Пролески и птицемлечники:**

1 — птицемлечник понтийский (Ornithogalum ponticum), перевал Джубга, Западный Кавказ; *2* — пролеска Розена (Scilla rozenii), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *3* — пролеска Мищенко (S. mischtschenkoana), там же; *4* — пролеска двулистная (S. bifolia), Крым; *5* — птицемлечник Гуссона (O. gussonei), окрестности Еревана, Армения; *6* — пролеска сибирская (S. sibirica), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *7* — птицемлечник пирамидальный (O. thyrsoides), Крым, Никитский ботанический сад.



1 2 3 4 6 5 7

Таблица 10. **Триба гиацинтовые:**

1 — гиацинт Литвинова (Hyacinthus litwinowii), Западный Копетдаг, Туркмения; *2* — бельвалия сарматская (Bellevalia sarmatica), Ласпи, Крым; *3* — мускари незамеченный (Muscari neglectum), Крым, Никитский ботанический сад; *4* — хионодокса Люсили (Chionodoxa luciliae), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *5* — хионодокса сардыская (C. sardensis), там же; *6* — пушкиния пролесковидная (Puschkinia scilloides), там же; *7* — лашеналия золотистая (Lachenalia aurea), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде.



Таблица 11. **Альстрёмериевые:**

1 — альстрёмерия хорошенькая (Alstroemeria pulchella); *2* — бомарея Кальдаса (Bomarea caldasii).



Таблица 12. **Альстрёмериевые и филезиевые.**

Лапажерия розовая (Lapageria rosea): *1* — часть растения с цветком; *2* — листочки околоцветника наружного и внутреннего круга; *3* — альстрёмерия золотистая (Alstroemeria aurantiaca).

1

2

Таблица 13. Луковые.

1 — лук победный (Allium victorialis), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; 2 — лук каратавский (A. karataviense), там же.



Таблица 14. **Амариллисовые**:

1 — ликорис золотистый (Lycoris aurea); *2* — гиппеаструм пришлый (Hippeastrum advenum); *3* — нарцисс крупный (Narcissus major); *4* — нарцисс узколистный (N. angustifolius); *5* — шпрекелия прекраснейшая (Sprekelia formosissima); *6* — урцеолина повислая (Urceolina pendula); *7* — кринум капский (Crinum capense); *8* — белоцветник летний (Leucojum aestivum).



Таблица 15. **Амариллисовые:**

1 — калостемма желтая (Calostemma lutea); *2* — кринум погруженный (Crinum submersum); *3* — эвкрозия двуцветная (Eucrosia bicolor); *4* — иксиолирион горный (Ixiolirion montanum).



Таблица 16. **Амариллисовые**

1 — гемантус Екатерины (Haemanthus katharinae), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — гименокаллис прибрежный (Hymenocallis littoralis), там же; *3* — кливия благородная (Clivia nobilis), там же; *4* — штернбергия желтая (Sternbergia lutea), Крым, Никитский ботанический сад.



Таблица 17. **Амариллисовые.**

1 — гиппеаструм полосатый (Hippeastrum vittatum), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; 2 — подснежник закавказский (Galanthus transcaucasicus), Армения, Кафан, Ваанаван; *3* — гемантус ярко-красный (Haemanthus coccineus), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *4* — эвхарис крупноцветковый (Eucharis grandiflora), там же; *5* — гиппеаструм дворцовый (Hippeastrum aulicum), там же; *6* — амариллис красавица (Amaryllis bella-donna), там же; *7* — циртантус Макована (Cyrtanthus makowanii), там же.

1

2

3

4

5

6

7

8

Таблица 18. **Агавовые и дориантовые:**

1 — юкка коротколистная (Yucca brevifolia), пустыня Мохаве, Калифорния, США; *2* — юкка Трекуля (Y. treculeana), Сухумский ботанический сад; на заднем плане — юкка алоэлистная (Y. aloifolia); *3* — агава американская (Agave americana) в цвету, Алжир; *4* — хоста подорожниковая (Hosta plantaginea), Крым, Никитский ботанический сад; *5* — фуркрея Селло (Furcraea selloa), оранжерея Ботанического института в Ленинграде; *6* — юкка повислая, форма цельная (Yucca flaccida f. integra), Батумский ботанический сад; *7* — соцветие юкки повислой, форма цельная; *8* — дориантес высокий (Doryanthes excelsa), Австралия.



Таблица 10. Асфоделовые.

Алоэ мыльное (Aloe saponaria): 1 — общий вид растения; 2 — бутон; 3 — цветок; 4 — отцветающий цветок.
Асфоделина тонкая (Asphodeline tenuior): 5 — часть растения с соцветием и верхними листьями.
Гастерия двурядная (Gasteria disticha): 6 — общий вид растения; 7 — бутон; 8 — цветок; 9 — отцветший цветок.



Таблица 20. Асфоделовые:

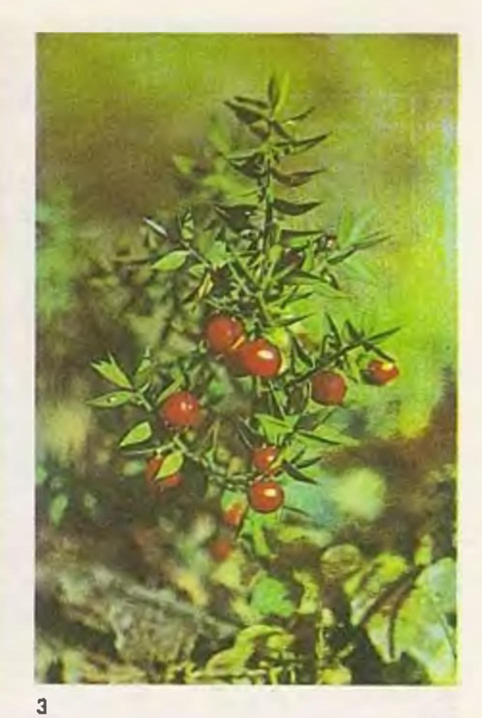
1 — эремурус Ольги (Eremurus olgae), Крым, Никитский ботанический сад; *2* — бульбина широколистная (Bulbine latifolia), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *3* — книпхофия ягодная (Kniphofia uvaria), Батумский ботанический сад; *4* — артроподиум усиконосный (Arthropodium cirrhatum), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *5* — хавортия батесианская (Haworthia batesiana), там же; *6* — асфоделина желтая (Asphodeline lutea), Крым, Никитский ботанический сад; *7* — эремурус мощный (белый) (Eremurus robustus) и эремурус согдийский (желтый) (E. sogdianus), там же.



1



2



3

4

Таблица 21. **Спаржевые:**

1 — лириопа колосовидная (Liriope spicata), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде: *2* — иглица понтийская (Ruscus ponticus), Крым, государственный заповедник «Мыс Мартьян»; *3* — иглица понтийская, Крым, Никитский ботанический сад; *4* — иглица подъязычная (R. hypoglossum), Крым.

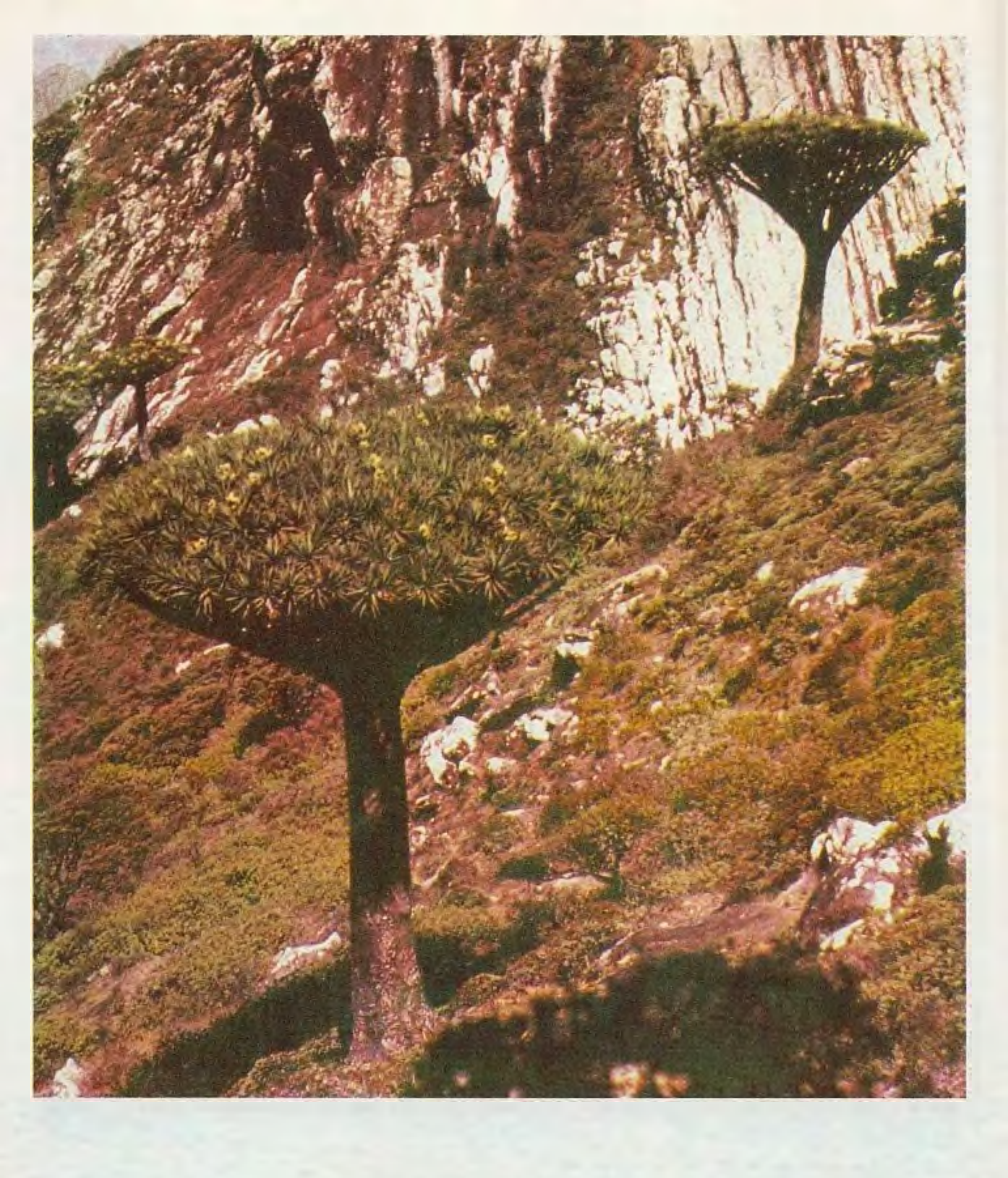


Таблица 22. **Драцена** киноварно-красная (*Dracaena cinnabari*), остров Сокотра, пик Фиерц.



Таблица 23. **Ирисовые**

1 — ирис пестрый (*Iris variegata*); 2 — ирис водяной (*I. pseudacorus*); 3 — ирис Клатта (*I. Klattii*); 4 — ирис золотисто-расписанный (*I. chrysographes*)



1



2



3



4



5

Таблица 24. **Ирисовые:**

1 — ирис японский (Iris japonica), оранжереи Ленинградского государственного университета; *2* — иридодиктиум Виноградова (I. winogradovii), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *3* — ирис сибирский (I. sibirica), там же; *4* — иридодиктиум сетчатый, сорт Гармония (I. reticulatum, cv. Harmony), Крым, Никитский ботанический сад; *5* — иридодиктиум сетчатый, сорт Кэнтеб (I. reticulatum, cv. Cantab), там же.

1

2

3

4

Таблица 25. **Ирисовые:**

1 — шафран крымский (Crocus tauricus), Южный Крым, Ангарский перевал; *2* — шафран Королькова (S. korolkowii), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *3* — шафран прекрасный (С. speciosus), Украина; *4* — шафран сузианский (С. susianus), Крым, Никитский ботанический сад.



1



2

3

Таблица 26. **Ирисовые:**

1 — тигридия павония (Tigridia pavonia), парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — юнона бухарская (Juno bucharica), Средняя Азия; *3* — гладиолус, или шпажник черепитчатый (Gladiolus imbricatus), Карпаты.



1 2 3 4 5

Таблица 27. **Гемодоровые, триллиевые и такковые:**

1 — анигозантос желтоватый (Anigozanthos flavidus), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — даисва хайнаньская (Daiswa hainanensis), там же; *3* — триллиум камчатский (Trillium kamschatcense), сад Ленинградского государственного университета; *4* — вороний глаз, или парис обыкновенный (Paris quadrifolia), Ленинградская область; *5* — такка цельнолистная (Tacca integrifolia), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде.



Таблица 28. **Орхидные:**

1 — башмачок крапчатый (Cypripedium guttatum), Дальний Восток СССР; *2* — башмачок крупноцветковый (C. macranthon), там же; *3* — башмачок настоящий (C. calceolus), Ленинградская область; *4* — башмачок Ятабе (C. jatabeanum), окрестности Петропавловска-Камчатского; *5* — башмачок крапчатый, Алтай, Телецкое озеро


1


2


3

4

Таблица 29. **Орхидные:**

1 — пыльцеголовник красный (Cephalanthera rubra), Кавказ, окрестности озера Рица; *2* — гаммарбия болотная (Hammarbia paludosa), Ленинградская область; *3* — дремлик широколистный (Epipactis helleborine), Кавказ, окрестности озера Рица; *4* — пыльцеголовник крупноцветковый (Cephalanthera damasonium), Хмельницкая область.



1



2



3

4

Таблица 30. **Орхидные:**

1 — гнездовка обыкновенная (Neottia nidus-avis), Алтай; 2 — ладьян трехнадрезный (Corallorhiza trifida), Ленинградская область; 3 — кокушник длиннорогий (Gymnadenia conopsea), там же; 4 — любка двулистная (Platanthera bifolia), там же.



1



2



3



4

Таблица 31. **Орхидные:**

1 — офрис насекомоносный (Ophrys insectifera), Ленинградская область; *2* — офрис оводоносный (O. oestrifera), Крым; *3* — ремнелепестник козий (Himantoglossum caprinum), там же; *4* — траунштейнера шаровидная (Traunsteinera globosa), Ивано-Франковская область.

1

2

3

4

Таблица 32 **Орхидные:**

1 — комперия Компера (Comperia comperana), Крым; *2* — анакамптис пирамидальный (Anacamptis pyramidalis), Кавказ; *3* — ятрышник шлемоносный (Orchis militaris), Крым; *4* — ятрышник пурпурный (O. purpurea), там же.



1



2



3



4

Таблица 33. **Орхидные:**

1 — пальчатокоренник римский (Dactylorhiza romana), Крым; *2* — пальчатокоренник мясо-красный (D. incarnata), Ленинградская область; *3* — пальчатокоренник пятнистый (D. maculata), Московская область; *4* — пальчатокоренник Траунштейнера (D. traunsteineri), Эстонская ССР, остров Сааремаа.



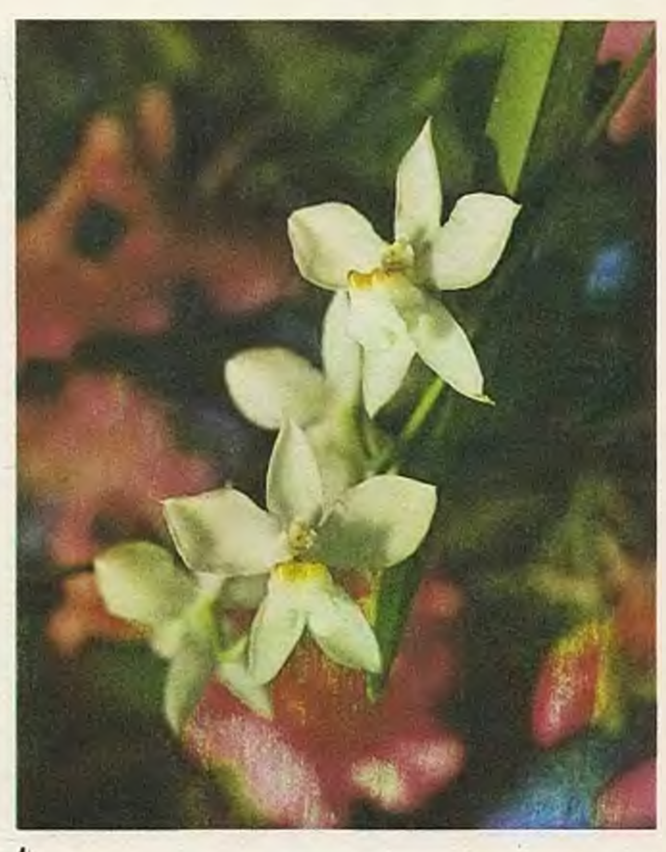
1



2



3



4

Таблица 34. **Орхидные:**

1 — дендробиум непахучий (Dendrobium anosmum), Новая Гвинея, Ботанический сад в г. Лаэ; *2* — дендробиум благородный (D. nobile), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *3* — дендрохилум пленчатый (Dendrochilum glumaceum), там же; *4* — одонтоглоссум красивый (Odontoglossum pulchellum), оранжереи Главного ботанического сада АН СССР.

1

2

Таблица 33. **Орхидные:**

1 — одонтоглоссум крупный (Odontoglossum grande), оранжереи Главного ботанического сада АН СССР; 2 — фаленопсис Шиллера (Phalaenopsis schilleriana), там же



1



2

3

Таблица 36. Орхидные:

1 — целогина гребенчатая (Coelogyne cristata), оранжерея Ботанического института АН СССР в Ленинграде; 2 — каланта Вича, садовая форма (Calanthe veitchii), оранжерея Ленинградского государственного университета; 3 — каланта одетая (C. vestita), оранжерея Главного ботанического сада АН СССР.



1



2

3

Таблица 57. Орхидные:

1 — цирропеталум украшенный (*Cirrhopetalum ornatissimum*), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — цимбидиум гигантский (*Cymbidium giganteum*), оранжереи Батумского ботанического сада; *3* — онцидиум тигровый (*Oncidium tigrinum*), оранжереи Главного ботанического сада АН СССР.



1



2



3



4

Таблица 38. **Орхидные:**

1 — стангопея тигровая (Stanhopea tigrina), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — стангопея глазковая (S. oculata), там же; *3* — ванда трехцветная (Vanda tricolor), там же; *4* — ренантера Имшота (Renanthera imschootiana), оранжереи Главного ботанического сада АН СССР.

1



2



3

Таблица 39. **Орхидные:**

1 — лелия киноварно-красная (Laelia cinnabarina), оранжереи Главного ботанического сада АН СССР; *2* — анектохилус Даусона (Anoectochilus dawsonianus), там же; *3* — туния Маршалла (Thunia marschalliana), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде.



Таблица 40. **Цветки орхидных подсемейства циприпедиевых:**

1 — фрагмипедиум хвостатый (Phragmipedium caudatum) с лентовидными лепестками, достигающими в длину 75 см; *2* — фрагмипедиум Седена (P. sedenii), гибрид, полученный в культуре; *3* — пафиопедилум сиамский (Paphiopedilum siamense); *4* — пафиопедилум Файера (P. fairieanum); *5* — башмачок крупноцветковый (Cypripedium macranthon).



Таблица 41. **Цветки орхидных подсемейства орхидных:**

1 — онцидиум Крамера (Oncidium krameranum), южноамериканская орхидея-бабочка; *2* — каттлея Трианы (Cattleya trianae), одна из красивых зимнецветущих американских орхидей; *3* — эпидендрум желточно-желтый (Epidendrum vitellinum), американская орхидея горных лесов пояса облаков и туманов; *4* — неотропическая орхидея энциклия темно-пурпурная (Encyclia atropurpurea); *5* — цирропеталум украшенный (Cirrhopetalum ornatissimum), эпифит на деревьях в горных лесах Азии; *6* — бульбофиллум Лобба (Bulbophyllum lobbii) из Юго-Восточной Азии; *7* — масдевалия багряная (Masdevallia coccinea), характерное растение неотрописа, крупные наружные сегменты околоцветника срастаются, скрывая маленькие внутренние сегменты.



Таблица 42. Бромелиевые:

1 — эхмея прицветниковая (Aechmea bracteata), Куба; *2* — тилландсия уснеевидная (Tillandsia usneoides), Флорида; *3* — бромелия пингвин (Bromelia pinguin), Куба; *4* — акантостахис шишковидный (Acanthostachys strobilacea), оранжереи Ленинградского государственного университета.



Таблица 43. **Осоковые:**

1 — пушица влагалищная (Eriophorum vaginatum), цветущее растение, Ленинградская область; *2* — пушица многоколосковая (E. polystachion), плодоносящее растение, Полярный Урал; *3* — осока заостренная (Carex cuspidata), Кавказ, Джубга; *4* — осока желтая (C. flava), Ленинградская область.

1

2

Таблица 44. **Коммелиновые:**

1 — традесканция виргинская (*Tradescantia virginiana*), оранжерея Ботанического института АН СССР в Ленинграде; 2 — пиррейма Лоддигеса (*Pyrrheima loddigesii*), оранжерея Ленинградского государственного университета.

1



2



3

Таблица 45. **Злаки:**

1 — плантация сахарного тростника (Saccharum officinarum), о. Маврикий; *2, 3* — пампасская трава, или кортадерия Селло (Cortaderia selloana), Крым, Никитский ботанический сад.



1



2



3



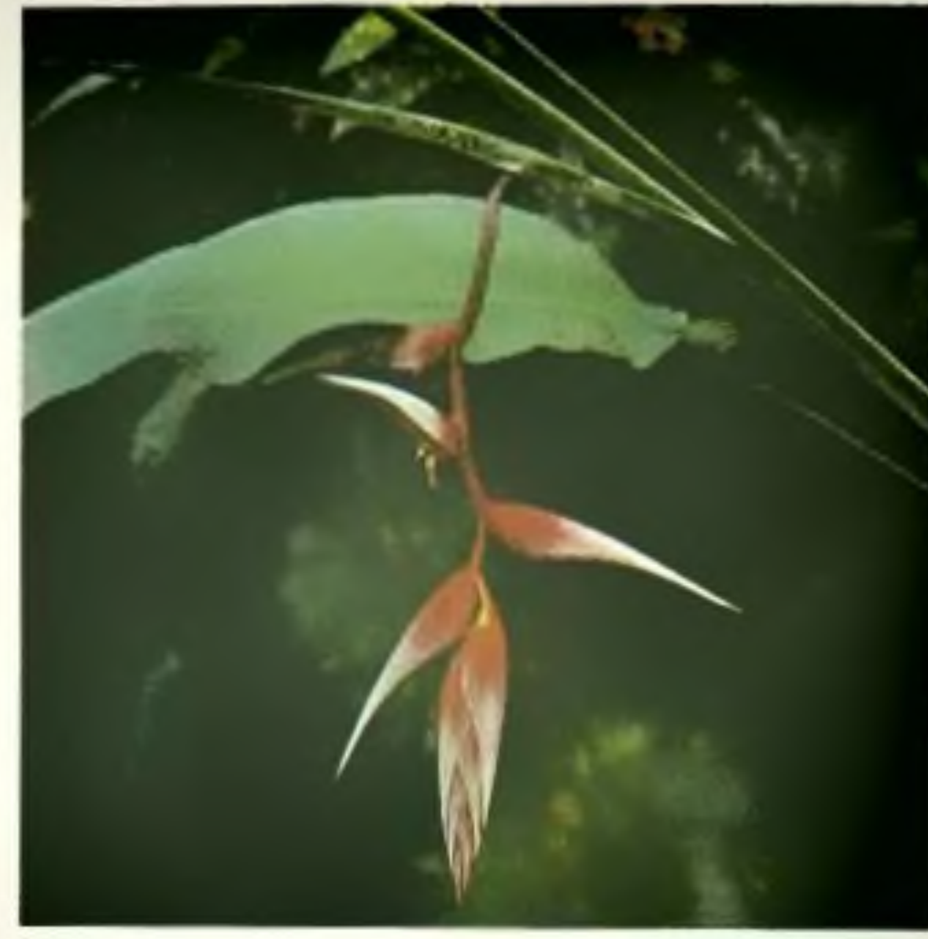
4

Таблица 46. **Стрелитциевые и банановые:**

1 — стрелитция Николая (Strelitzia nicolai), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — стрелитция королевская (S. reginae), оранжереи фирмы «Цветы» в Ленинграде; *3* — банан японский (Musa basjoo), Батумский ботанический сад; *4* — банан текстильный (M. textilis), о. Маврикий, ботанический сад.



1



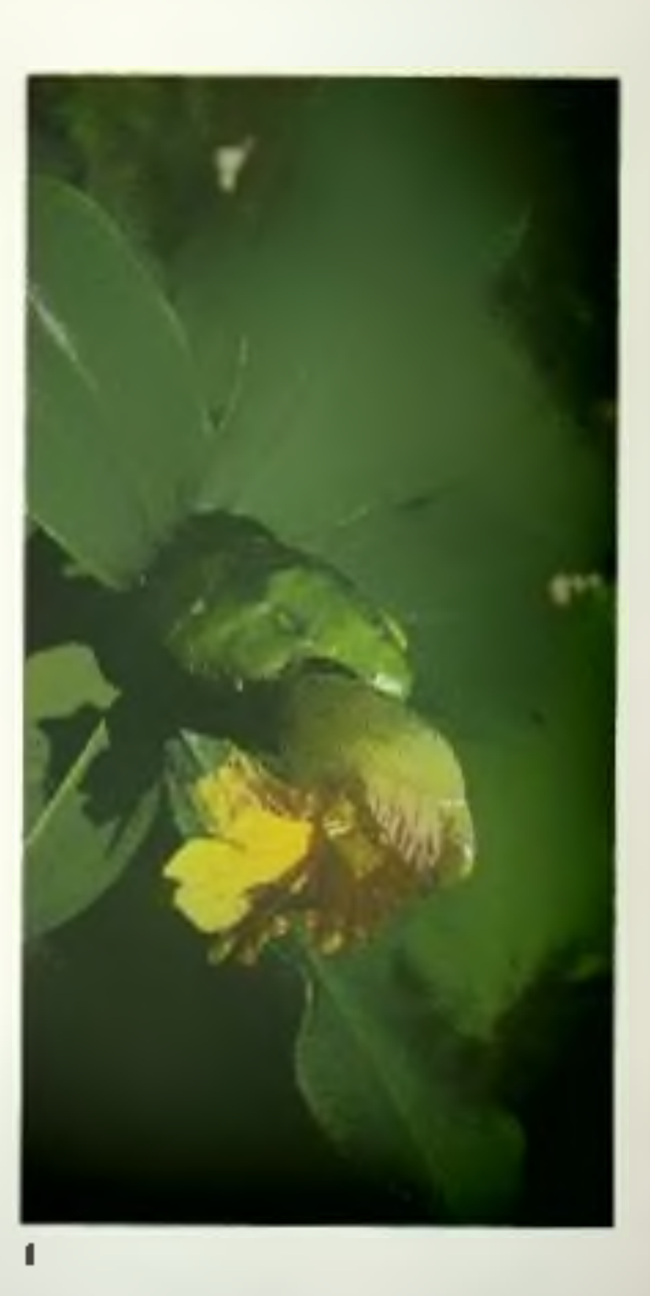
2



3



4



5

Таблица 47. **Геликониевые, имбирные и костусовые:**

1 — геликония попугайная (Heliconia psittacorum), Сингапурский ботанический сад; 2 — геликония банановая (H. bananae), Шри Ланка, сад в Канди; 3 — гедихиум красивый (Hedychium speciosum), оранжерея Ленинградского государственного университета; 4 — альпиния зерумбет (Alpinia zerumbet), о. Маврикий, ботанический сад; 5 — костус мексиканский (Costus mexicanus), оранжерея Ботанического института АН СССР в Ленинграде.



Таблица 48. **Гелиокониевые:**

1 — геликония металлическая (Heliconia metallica); *2* — геликония Вагнера (H. wagneriana), растение с плодами; *3* — геликония Коллинса (H. collinsiana), соцветие, опыляемое колибри; видны завязавшиеся плоды.



Таблица 49. **Имбирные.**

Кардамон настоящий (Elettaria cardamomum): *1* — цветущее растение; *2* — плод.
Имбирь аптечный (Zingiber officinale): *3* — цветущее растение; *4* — лепесток, тычинка с пыльниками и столбик, обернутый надсвязником.



Таблица 50. **Костусовые.**

Тапейнохилус колючий (Tapeinochilus pungens): *1* — соцветие; *2* — цветок; *3* — продольный разрез цветка.
Костус длинноостроконечный (Costus cuspidatus): *4* — цветущее растение; *5* — тычинка с пыльниками, над ними — рыльце.

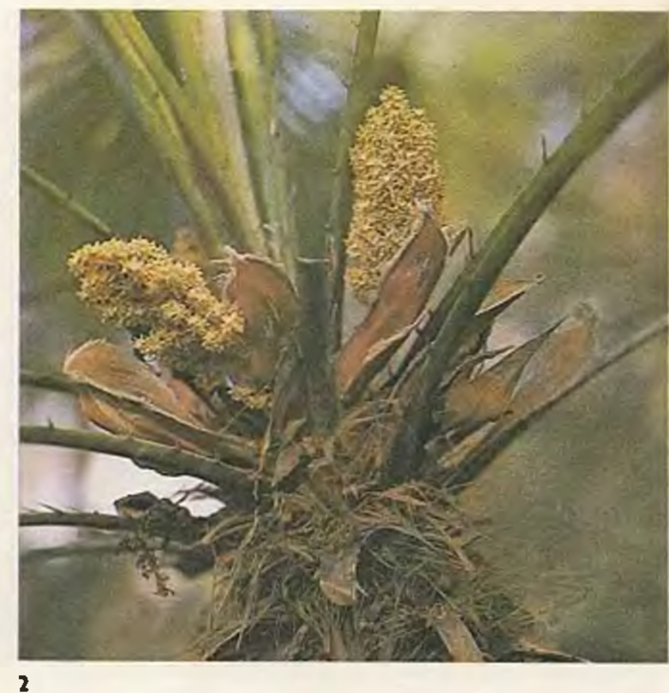


Таблица 51. Канновые и марантовые:

1 — канна гибридная (Canna hybrida), экспериментальная база Ботанического института АН СССР в Отрадном Ленинградской области; *2* — канна садовая (C. × generalis), сорт «Восход», Крым, Никитский ботанический сад; *3* — канна садовая, сорт «Хамелеон», там же; *4* — канна орхидеевидная (C. × orchioides), сорт «Фойерфогель», там же; *5* — калатея полосатая (Calathea zebrina), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *6* — маранта беложилковатая (Maranta leuconeura), оранжереи Ленинградского государственного университета.



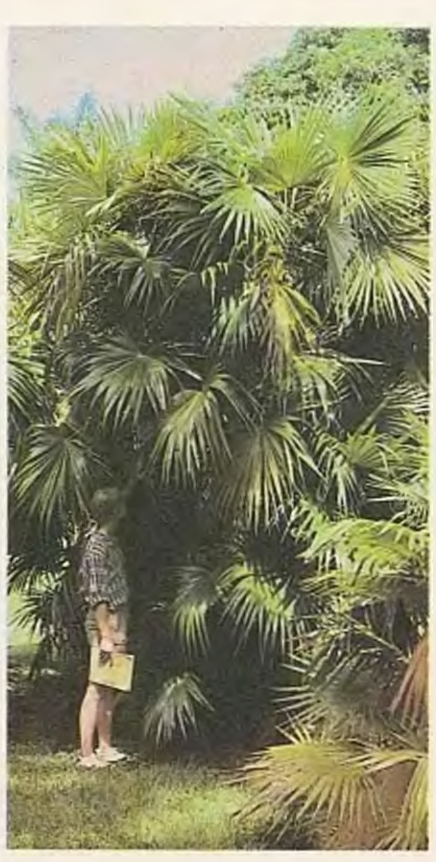
1



2



3



4



5

Таблица 52. **Пальмы:**

1 — трахикарпус Форчуна (Trachycarpus fortunei), Батумский ботанический сад; *2* — хамеропс приземистый (Chamaerops humilis), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *3* — сейшельская пальма (Lodoicea maldivica), Сейшельские острова; *4*, *5* — зомбия антильская (Zombia antillarum), Тропический сад Феерчайлда, Южная Флорида, США.



1



2



3



4

Таблица 53. **Пальмы:**

1 — барригона (Colpothrinax wrightii), Куба; *2* — ацелорафа Райта (Acoelorraphe wrightii), там же; *3*, *4* — корифа зонтоносная (Corypha umbraculifera), Тропический сад Фeерчайлда, Южная Флорида, США.



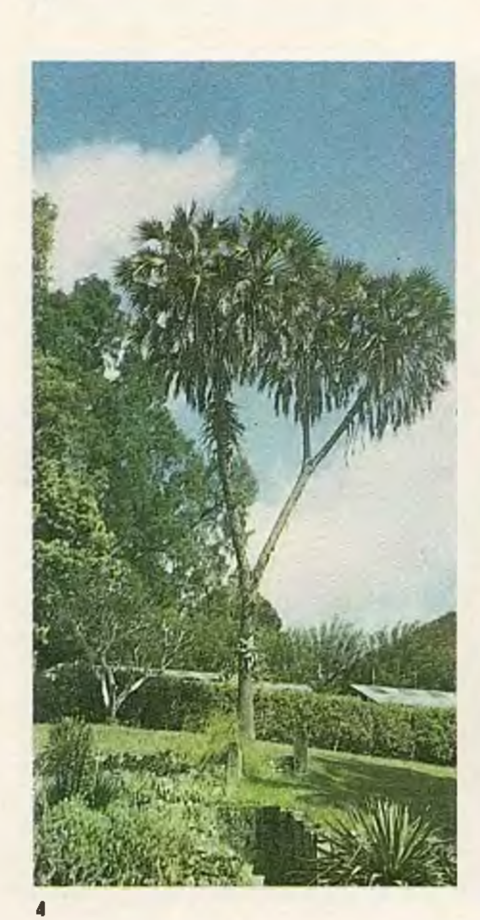
1



2



3



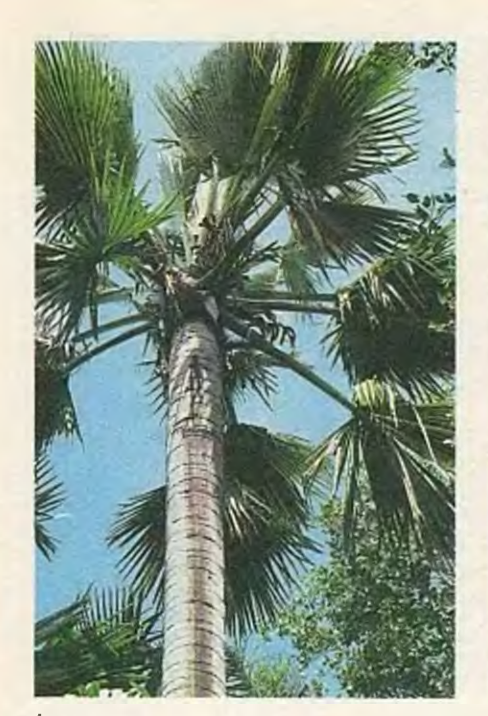
4



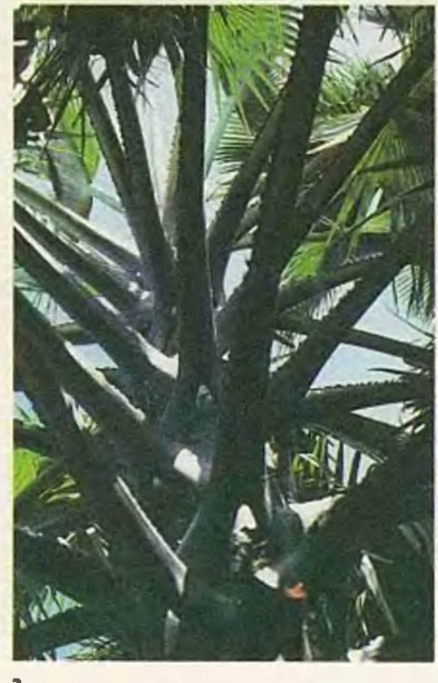
5

Таблица 54. **Пальмы:**

1 — финиковая пальма канарская (Phoenix canariensis), Сухуми; *2—3* — финиковая пальма (Phoenix dactylifera), плоды, Тропический сад Феерчайлда, Южная Флорида, США; *4* — гифена фивийская (Hyphaene thebaica), Сингапурский ботанический сад; *5* — гифена фивийская, мужское соцветие, Тропический сад Феерчайлда, Южная Флорида, США.



1



2



3



4



5



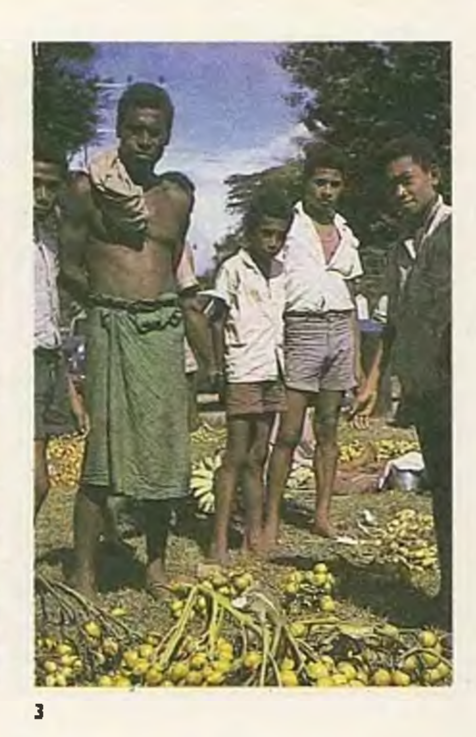
6

Таблица 55. **Пальмы:**

1 — пальмира (Borassus flabellifer), мужское растение, Тропический сад Феерчайлда, Южная Флорида, США; *2* — пальмира, там же; *3* — кариота жгучая, винная пальма (Caryota urens), Куба; *4* — кариота жгучая, винная пальма, Тропический сад Феерчайлда, Южная Флорида, США; *5* — нипа кустистая, мангровая пальма (Nypa fruticans), Саравак; *6* — нипа кустистая, мангровая пальма, плоды, порт Маданг.



1 2



3



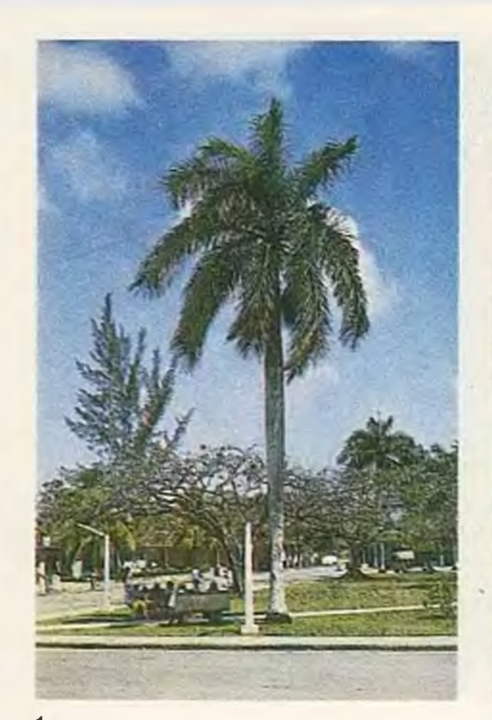
4

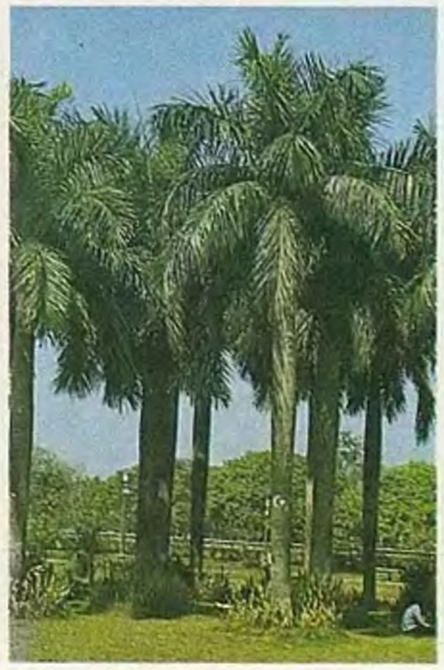


5

Таблица 56. **Пальмы:**

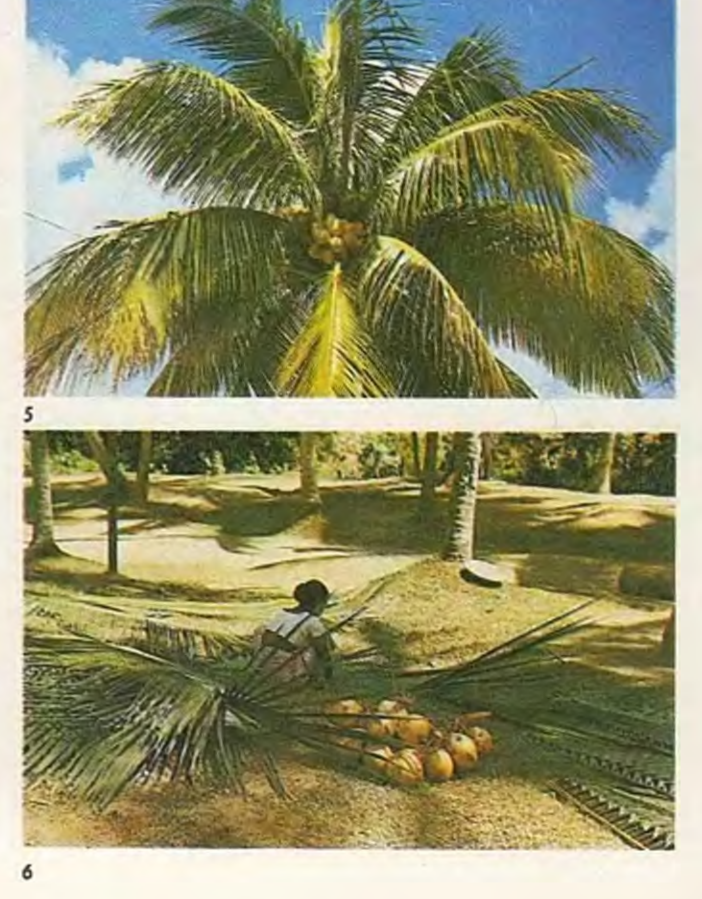
1 — ротанговая пальма (Calamus rotang), Сингапурский ботанический сад; *2* — гиофорба бутылочная (Hyophorbe lagenicaulis), ботанический сад «Памплинус», о. Маврикий; *3* — арека катеху, бетелевая пальма (Areca catechu), плоды на рынке, Лаэ, Новая Гвинея; *4, 5* — неодипсис Декари (Neodypsis decaryi), Тропический сад Феерчайлда, Южная Флорида, США.


1


2


3


4


5

6

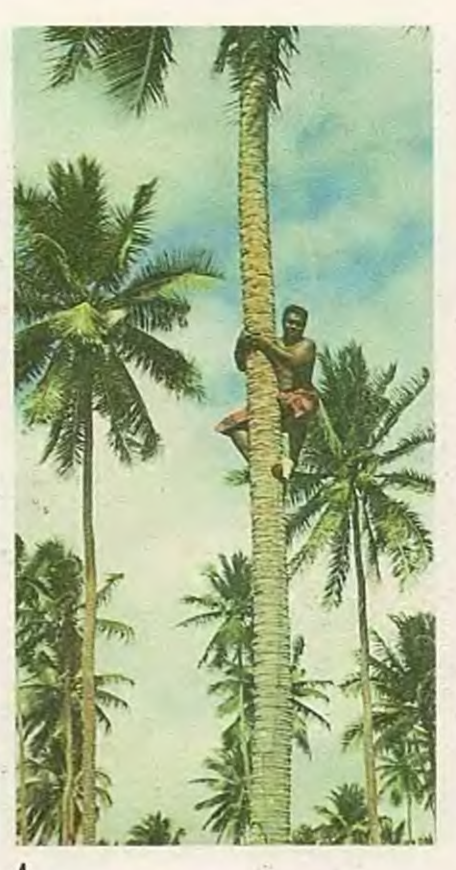
Таблица 57. **Пальмы:**

1 — кубинская королевская пальма (Roystonea regia), Куба; *2* — кубинская королевская пальма, Калькутта; *3* — архонтофеникс Каннингема (Archontophoenix cunninghamiana), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *4* — чилийская винная пальма (Jubaea chilensis), Сухуми; *5* — кокосовая пальма (Cocos nucifera), Куба; *6* — кокосовая пальма, плетение циновок, Шри-Ланка.


1


2


3


4


5

Таблица 58. **Пальмы и циклантовые:**

1 — кокосовая пальма (Cocos nucifera), Шри-Ланка; *2* — кокосовая пальма, копра, Эуа, острова Тонга; *3* — кокосовая пальма, Сейшельские острова; *4* — кокосовая пальма Уполу, Западное Самоа; *5* — карлюдовика (Carludovica sp.), Ботанический сад, Лаэ, Новая Гвинея.

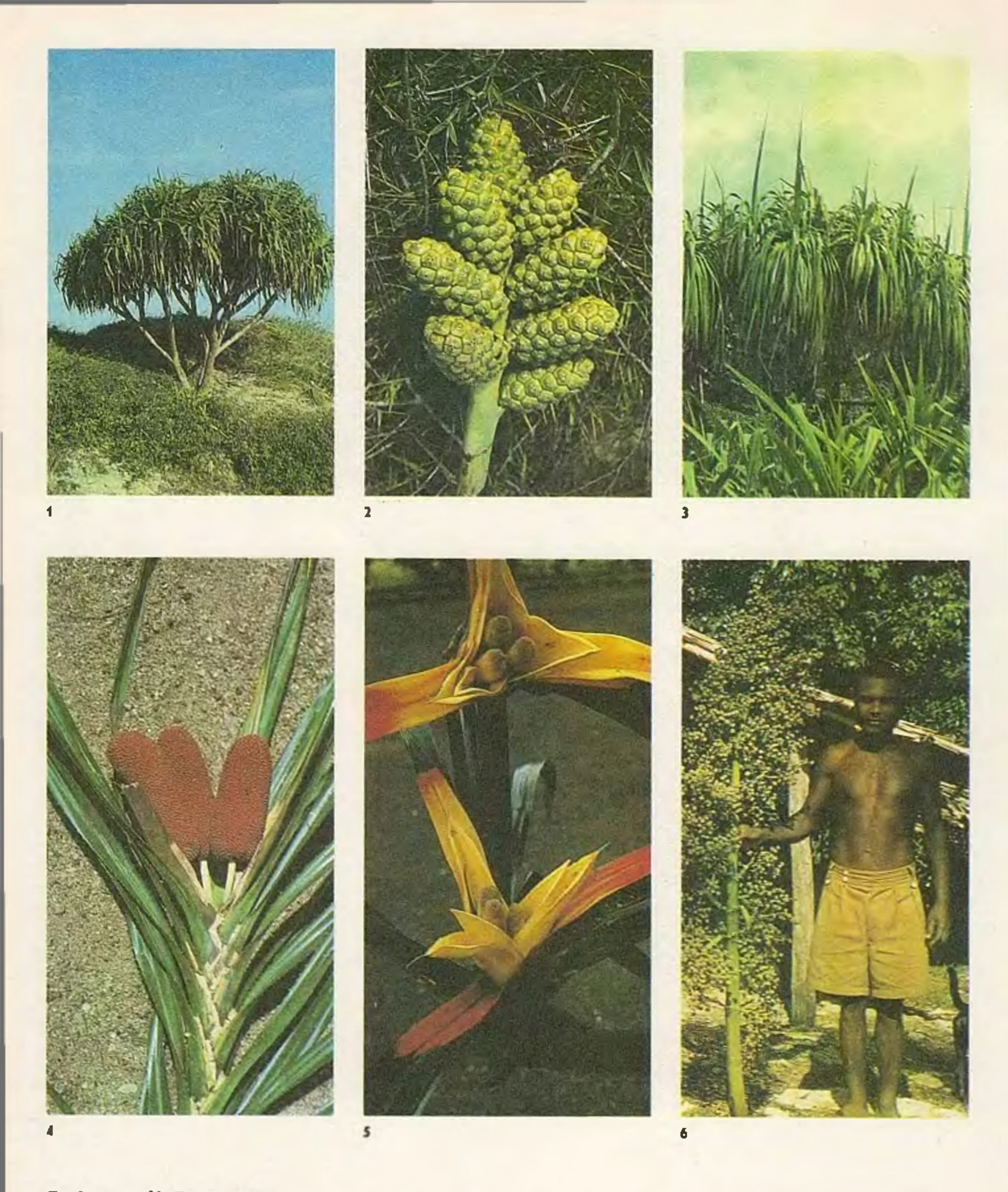


Таблица 59. **Пандановые:**

1 — пандanус кровельный (Pandanus tectorius), о. Мадагаскар; *2* — соплодие пандануса кровельного; *3* — пандaнус болотный (P. palustris), о. Маврикий; *4* — фрейсинетия Уокера (Freycinetia walkeri), Шри-Ланка; *5* — фрейсинетия крупноколосая (F. macrostachya), соцветия, Новая Гвинея; *6* — сараранга глубоковыемчатая (Sararanga sinuosa), соцветие женского растения, Соломоновы острова.



Таблица 60. **Пандановые:**

1 — фрейсинетия замечательная (Freycinetia insignis); *2* — фрейсинетия узколистная (F. angustifolia).

1

2

3

4

5

Таблица 61. Аронниковые:

1 — антуриум Шерцера (Anthurium scherzerianum), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — пистия телорезовидная, или водный латук (Pistia stratiotes), там же; *3* — антуриум овальнолистный (A. ovalifolium), там же; *4* — антуриум изменчивый (A. variabile), оранжереи Ленинградского государственного университета; *5* — алоказия Сандера (Alocasia sanderiana), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде.

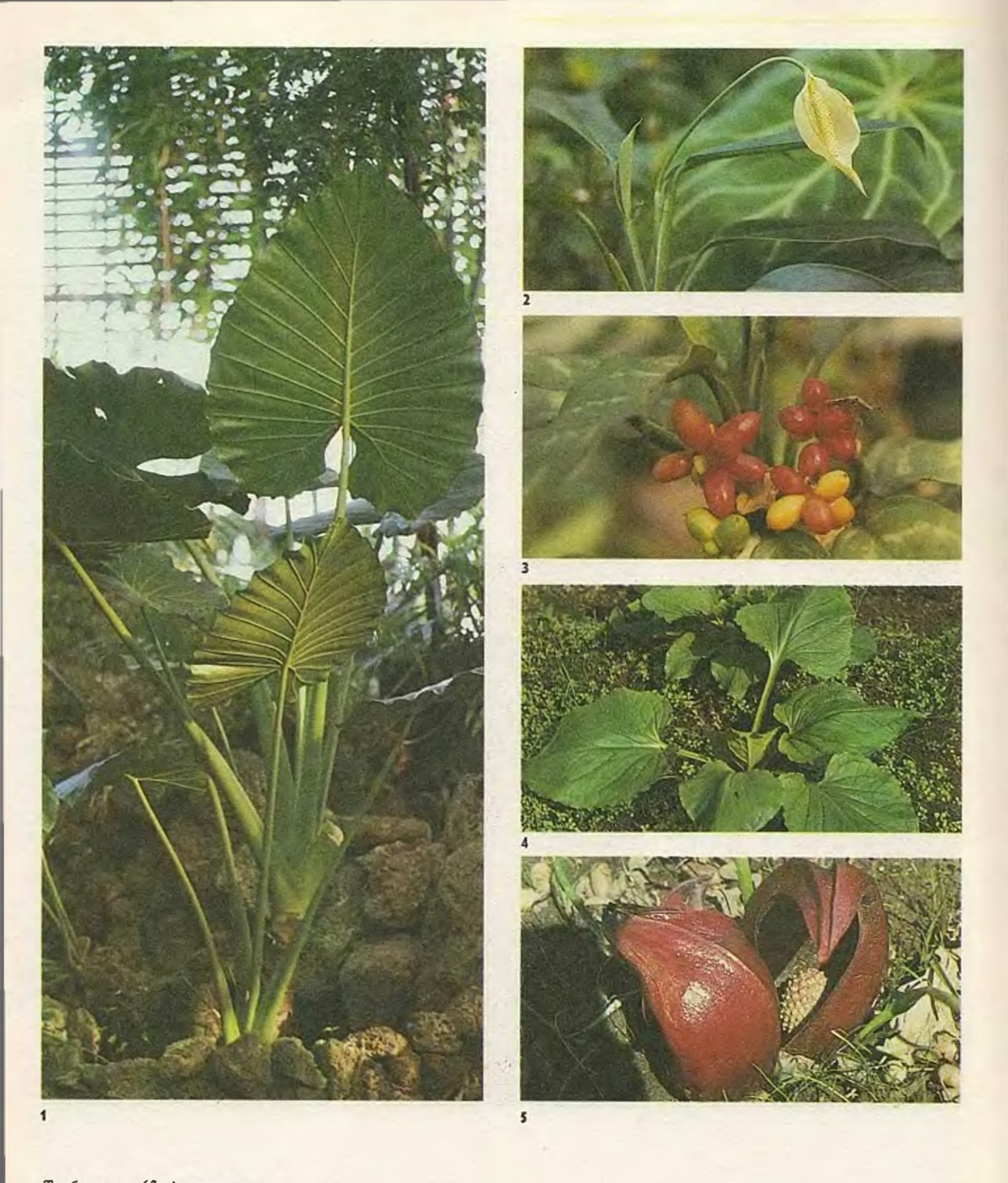


Таблица 62. **Аронниковые:**

1 — алоказия пахучая (Alocasia odora), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — стеноспермацион попаянский (Stenospermation popayanense), там же; *3* — аглаонема изменчивая (Aglaonema commutatum), там же; *4* — симплокарпус вонючий (Symplocarpus foetidus), общий вид растения, парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *5* — соцветие симплокарпуса вонючего, там же.



Таблица 63. **Аронниковые:**

1 — антуриум Андре (Anthurium andreanum); *2* — антуриум изящный (A. elegans); *3* — соплодие белокрыльника болотного (Calla palustris); *4* — филодендрон краснеющий (Philodendron erubescens), обший вид; *5* — соцветие филодендрона краснеющего (часть покрывала удалена).


1


2


3


4

Таблица 64. Аронниковые:

1 — монстера деликатесная (Monstera deliciosa), оранжереи Ботанического института АН СССР в Ленинграде; *2* — аронник удлиненный (Arum elongatum), Крым, г. Аюдаг; *3* — сауроматум капельный (Sauromatum guttatum). Крым. Никитский ботанический сад; *4* — женское соцветие ариземы темно-красной (Arisaema atrorubens), передняя часть покрывала удалена, парк Ботанического института АН СССР в Ленинграде.